REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1971

TABLE DES MATIÈRES

Tome 78 — 1971

Fascicule 1

Fascicule 2

Fascicule 3

Fascicule 4

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 78 Fascicule 1 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
MAI 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 1

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.— UNION POSTALE Fr. 160.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 78, fasc. 1, N° 1: 1-113— Juin 1971

Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, révision taxonomique et biologie [1]

par

Claude VAUCHER

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel

Avec 84 figures

SOMMAIRE

[1] Travail ayant bénéficié d'un subside du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

I. INTRODUCTION

Les parasites des Insectivores européens ont déjà fait l'objet de nombreuses publications. En 1843, DUJARDIN publie un « Mémoire sur les Helminthes des Musaraignes » que complète son « Histoire naturelle des Helminthes » en 1845. Des travaux plus récents, dus principalement aux auteurs polonais, tchèques, français et suisses, ont orienté les investigations vers la recherche des hôtes intermédiaires. La systématique des Cestodes parasites de Soricidae s'est peu à peu embrouillée du fait de la méconnaissance, par certains auteurs, des descriptions antérieures. Plusieurs tentatives de mise à jour ont été publiées; malheureusement, il s'agit le plus souvent de travaux fondés uniquement sur la recherche bibliographique sans révision anatomique préalable. Plus récemment, divers auteurs se sont consacrés à l'aspect écologique de l'infestation parasitaire.

Le but de ce travail est de mettre à jour, sur la base d'une étude anatomique précise, le statut taxonomique des Cestodes parasites des Soricidae européens. A partir de nos données concernant la répartition géographique des parasites, les taux d'infestation, la répartition des Vers dans le tube digestif de l'hôte et des travaux antérieurs consacrés aux cycles évolutifs, nous avons tenté de préciser divers points de la biologie des Cestodes de Musaraignes.

Il est évident qu'une description anatomique ne peut être valable que si elle a été effectuée à partir de matériel bien conservé. Les Plathelminthes parasites ne survivant que peu de temps à la mort de leur hôte, il est souhaitable de pouvoir disposer d'animaux vivants qui seront sacrifiés au moment de la recherche des parasites. Malheureusement, les Musaraignes (en particulier les *Sorex*) supportent très mal la captivité et meurent peu après leur capture. Il est donc nécessaire de contrôler les trappes-cages toutes les quatre heures environ pour obtenir du matériel de bonne qualité. Nous n'avons par conséquent jamais utilisé de pièges provoquant la mort immédiate des animaux. Les Cestodes parasites de Musaraignes étant fréquemment de très petite taille (*Hymenolepis prolifer* ne dépasse guère 1 mm de long à l'état adulte), nous ne pouvions songer à les isoler sans l'aide d'une loupe binoculaire, dont l'emploi est malaisé sur le terrain. Nous avons donc adopté la technique suivante pour la récolte du matériel: le tube digestif des hôtes est disséqué et fendu dans toute sa longueur puis fixé en entier au moyen de formol neutre à 10% bouillant; cette méthode est d'ailleurs une variante de celle préconisée lors du « Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés » (102). L'ensemble des parasites d'un même hôte est donc conservé dans la même éprouvette ce qui exclut pratiquement le transfert accidentel de spécimens d'un hôte à l'autre; il est d'autre part possible de retrouver les divers fragments d'un Ver malencontreusement sectionné.

Les Cestodes étudiés ici ont été soit montés en préparations totales, soit débités en coupes sériées. Dans le premier cas, nous avons utilisé la coloration au carmin chlorhydrique suivie d'une différenciation à l'alcool acide. Les Vers sont ensuite déshydratés, éclaircis à l'essence de girofle puis montés au baume du Canada. Les coupes à la paraffine, d'une épaisseur de 10 μ généralement, ont été colorées selon la méthode classique glychémalun de Mayer-éosine. Les préparations de crochets des espèces armées ont été obtenues par écrasement des scolex dans la gomme au chloral de Faure ou de Berlese. Ces préparations se conservent bien à condition d'être soigneusement lutées. Les dessins, sauf rares exceptions, ont été faits à l'aide d'un microscope à projection.

Diverses campagnes de piégeages ainsi que les dons de plusieurs correspondants nous ont permis d'étudier un abondant matériel. Nous avons eu en particulier la chance d'accompagner notre ami le Dr A. MEYLAN, Nyon, dans une série de piégeages effectués de la France au nord de l'Europe, de juillet à septembre 1964. Cette campagne, soutenue par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique, était principalement consacrée à l'étude cytotaxonomique de *Sorex araneus* L. (MEYLAN, 65); elle nous a permis, en même temps, de récolter les parasites de plus de 250 Musaraignes. Notons en passant que le choc colchicinique que l'on doit faire subir aux Micromammifères avant la confection des préparations de chromosomes n'a aucune action préjudiciable sur la recherche parasitologique. Dès le retour de ces piégeages, A. MEYLAN et ses collaborateurs ont eu l'extrême amabilité de fixer à notre intention les tubes digestifs des Musaraignes capturées dans le cadre de leurs travaux.

Un bref séjour au Centre d'Ecologie terrestre du Laboratoire Arago à Banyuls nous a permis de capturer un petit nombre de Micromammifères et en particulier un *Suncus etruscus* (Savi), malheureusement non parasité. M. R. FONS, technicien au Laboratoire Arago, nous a remis quelques tubes digestifs de Musaraignes capturées aux environs de Banyuls et à Kenitra (Maroc).

Du sud de la France, nous avons encore reçu un lot important de tubes digestifs d'Insectivores récoltés par le prof. J.-M. DOBY, Rennes, et ses collaborateurs. Ce matériel nous a apporté d'intéressants résultats sur une région encore peu explorée quant aux parasites des Micromammifères.

Dans le cadre d'une étude sur la faune de la vallée du Doubs aux environs de Ste-Ursanne, notre ami F. GUENAT a piégé de nombreux petits Mammifères dont il nous a remis les parasites.

Enfin, nous avons pu revoir tout le matériel conservé dans les collections de l'Institut de Zoologie se rapportant à notre sujet, en particulier les types d'espèces décrites par les professeurs J. G. BAER et Ch. JOYEUX, et les spécimens revus par HÜBSCHER (31) et DELLA SANTA (24). Au cours d'un séjour en Tchécoslovaquie, nous avons eu l'occasion d'examiner quelques préparations de la collection du Dr J. PROKOPIC. MM. V. BRENDOW, J. PROKOPIC et J. JOURDANE

TABLEAU 1

liste des Soricidés étudiés

Sorex araneus L.

Localité	Nb d'individus capturés	Nb d'individus parasités	Provenance du matériel
Suisse			
Arzier (VD)	3	3	4
Buffalora (GR)	2	2	8
Le Cachot (NE)	10	10	8
Col de Bretolet (VS)	40	40	8
Col de Bretolet (VS)	3	3	4
Courtelary (BE)	1	1	8
Cudrefin (VD)	11	9	8
Duillier (VD)	6	6	4
Le Fanel/Marin (NE)	2	2	8
Gals (BE)	2	2	8
La Givrine/St-Cergue (VD)	3	3	4
Gudo (TI)	2	2	4
Lignières (NE)	1	1	8
Marsens (FR)	3	3	4
Mayens de Sion/Vex (VS)	3	3	4
Pré-Rodet/Le Brassus (VD)	8	8	8
Scuol (GR)	2	1	5
Sion (VS)	3	3	4
St-Gothard (TI)	4	4	4
Tariche/Ste-Ursanne (BE)	11	9	7
France:			
Les Alberts/Briançon (H.-A.)	8	7	4
Amanlis (I. & V.)	1	1	3
Azoudange (Moselle)	11	11	1
Kolbsheim (B.-R.)	2	2	4
Venanson (A.-M.)	11	11	3
Belgique:			
Jahlay	20	20	1
Allemagne:			
Clausthal-Zellerfeld	3	3	1
Dannau	2	2	1
Garmisch Partenkirchen	1	1	4
Ludwigsburg	3	3	1
Autriche:			
Neusiedl	5	5	4

Localité	Nb d'individus capturés	Nb d'individus parasités	Provenance du matériel
Tchécoslovaquie:			
Studenec	3	3	8
Zuberec	10	10	4
Pologne:			
Bialowieza	2	2	4
Hollande:			
Oostvoorne	27	27	1
Makkinga	5	5	4
Danemark:			
Gadevang/Hilleröd	2	2	1
Gorkø	2	2	1
Bjaerghuse	15	13	1
Suède:			
Dillnäs	6	5	1
Vedasa	17	16	1
Finlande:			
Hirvas/Rovaniemi	10	10	1
Mutenia	3	3	1
Niva/Kuhmo	17	17	1
Onsvik/Ile d'Aland	1	1	1
Siikava	5	3	1
Siilinjärvi	30	30	1
Norvège:			
Geilo	16	16	1
Helle	15	14	1
Majavatn	5	5	1
Olderdalen	9	8	1
Skoganvarre	1	1	1
Sorex minutus L.			
Suisse:			
Arzier (VD)	3	3	4
Col de Bretolet (VS)	2	2	8
Champéry (VS)	1	1	4
Cudrefin (VD)	2	2	8
Duillier (VD)	6	6	4
France:			
Roscoff	1	0	8
Tchécoslovaquie:			
Studenec	1	1	8
Zuberec	1	1	4

Localité	Nb d'individus capturés	Nb d'individus parasités	Provenance du matériel
Pologne:			
Bialowieza	1	1	4
Suède:			
Vedasa	3	2	1
Finlande:			
Siikava	3	3	1
Sorex alpinus Schinz			
Champéry (VS, Suisse)	1	1	4
Sorex caecutiens Laxmann			
Inari (Finlande)	2	2	1
Neomys fodiens (Pennant)			
Suisse:			
Bôle (NE)	2	1	8
Bretolet (VS)	1	0	8
Cudrefin (VD)	1	1	8
Pré-Rodet/Le Brassus (VD)	4	4	8
St-Gothard (TI)	1	0	4
Allemagne:			
Garmisch Partenkirchen	2	2	4
Tchécoslovaquie:			
Zuberec	1	0	4
Finlande:			
Hirvas/Rovaniemi	3	0	1
Niva/Kuhmo	5	2	1
Norvège:			
Geilo	1	0	1
Neomys anomalus Cabrera			
Suisse:			
Trélex (VD)	1	0	4
Mimorey (VD)	2	2	4
France:			
Alas (Ariège)	4	4	2
Sentein (Ariège)	1	1	2

Localité	Nb d'individus capturés	Nb d'individus parasités	Provenance du matériel
Crocidura russula (Hermann)			
Suisse:			
Areuse (NE)	7	7	8
Bois de Chênes/Genolier (VD)	1	0	4
La Chaux-du-Milieu (NE)	1	1	8
Courtelary (BE)	1	1	8
Neuchâtel (NE)	4	3	8
Prangins (VD)	30	26	4
France:			
Agay/St-Raphaël (Var)	1	0	8
Azoudange (Moselle)	1	1	1
Banyuls (P.-O.)	2	2	8, 6
Cannes et Clairan (Gard)	15	6	3
Caudebronde (Aude)	5	3	3
Cuxac-Cabardes (Aude)	3	3	3
L'Hermitage (I. & V.)	2	0	3
St-Grégoire (B.-A.)	2	0	3
Valensole (B.-A.)	6	4	3
Villardonnel (Aude)	3	3	3
Sardaigne:			
Olzai	1	1	4
Sassari	9	5	4
Crocidura leucodon (Hermann)			
Suisse:			
Gudo (TI)	2	0	4
Sion (VS)	5	5	4
Allemagne:			
Ludwigsburg	7	4	1
Crocidura suaveolens (Pallas)			
Gudo (Suisse, TI)	5	4	4
Brusata (Suisse, TI)	1	1	4
Crocidura sp.			
Kenitra (Maroc)	1	0	6
Suncus etruscus (Savi)			
Banyuls (France, P.-O.)	2	0	6, 8

Provenance du matériel: 1=campagne de piégeages 1964; 2=prof. Baer *leg.*; 3=prof. Doby *leg.*; 4=Dr. A. Meylan *leg.*; 5=A. Morel *leg.*; 6=R. Fons *leg.*; 7=F. Guenat *leg.*; 8=piégeages de l'auteur.

ont eu l'amabilité de nous envoyer en prêt quelques préparations de leurs collections.

Ainsi, nous avons pu réétudier, sur la base d'un abondant matériel, la presque totalité des Cestodes décrits à ce jour chez les Soricidae européens. Le présent travail laisse de côté les Trématodes, à propos desquels nous n'avons rien de particulier à ajouter depuis le travail publié antérieurement (VAUCHER et HUNKELER, 104) [1]. Les Cestodes décrits chez des Musaraignes africaines, asiatiques et nord-américaines ont été cités uniquement lorsque cela était indispensable et seulement dans la partie anatomique et systématique du travail. Les discussions de caractère général ne les concernent donc pas *a priori*. Nous consacrerons d'ailleurs un prochain travail aux parasites des Soricidae nord-américains, car A. MEYLAN nous a remis un important lot de tubes digestifs récoltés au cours de ses piégeages au Canada et aux U.S.A.

La liste des hôtes étudiés ici avec l'indication des localités, les pourcentages d'infestation par les Cestodes et les auteurs des piégeages constitue le Tableau 1, complété par la carte de la figure 83.

II. ANATOMIE ET SYSTÉMATIQUE DES CESTODES PARASITES DES SORICIDAE D'EUROPE

Nous décrivons dans ce chapitre les 28 espèces de Cestodes récoltées chez les Musaraignes que nous avons capturées ou dont nous avons reçu du matériel et discutons leur statut taxonomique.

Pour que nos descriptions soient facilement utilisables par d'autres parasitologistes, nous les avons rédigées de manière succinte et n'avons insisté que sur les caractères habituellement utilisés pour l'identification ou présentant une particularité intéressante. L'illustration tend au même but, c'est-à-dire de permettre une identification précise des espèces. Afin d'éviter de nombreuses redites, nous avons groupé en fin de chapitre diverses remarques concernant l'anatomie et la systématique des espèces étudiées.

a) **Hymenolepididae** Fuhrmann, 1907

A. PARASITES DE MUSARAIGNES DU GENRE *Sorex*, À SCOLEX ARMÉ

Hymenolepis furcata (Stieda, 1862)

Synonymes: *Hymenolepis uncinata* (Stieda, 1862) *sensu* Baer, 1932; *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) *nec* Baer, 1925; Meggitt, 1927; Johri, 1934; Zarnowski, 1955, *pro parte ;* Sosnina, 1961.

---

[1] Les Nématodes que nous avons recueillis sont actuellement à l'étude au Muséum National d'histoire naturelle à Paris (Laboratoire du professeur A. Chabaud).

Hôtes intermédiaires: Coléoptères — *Geotrupes stercorosus* (Scriba) (= *G. sylvaticus* Panz), *Pterostichus vulgaris* L., *Tribolium castaneum* Hbst (expérimental), *Necrophorus humator* Fabr., *N. vespilio* L., *Oeceoptoma*

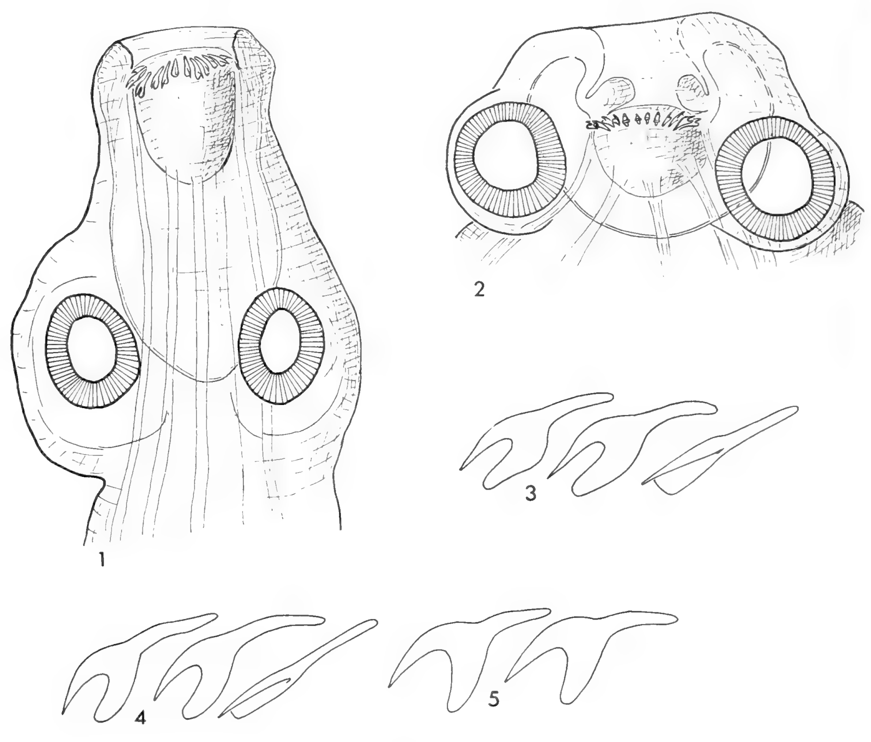


Fig. 1-3.
Hymenolepis furcata (Stieda, 1862): scolex et crochets.

Fig. 4.
Hymenolepis pseudofurcata nom. nov. (= *H. furcata* Baer, 1925 *nec* Stieda, 1862).

Fig. 5.
Hymenolepis murinae nom. nov. (= *H. furcata* Meggitt, 1927 *nec* Stieda, 1862).
Les crochets sont dessinés à la même échelle.
Anneau adulte de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862).

thoracica (L.), *Thanatophilus sinuatus* Fabr., *Silpha obscura* L. Orthoptères — *Chorthippus biguttulus* (L.). (Bibliographie: 37, 45, 50, 57, 82, 86, 89).

Cette espèce, parmi les plus grandes qui parasitent les *Sorex*, atteint 54 mm de long et 1,3 mm de large. Cette largeur concerne cependant des individus très contractés. Le scolex a 174-279 μ de diamètre et 192-320 μ de long. Les ventouses ovalaires mesurent 59-111/48-88 μ. Le rostre a les dimensions suivantes:

58-73 μ de diamètre et 64-100 μ de long. Il porte 23-30 crochets de 23-27 μ. Le rostre, qui coulisse à l'intérieur de sa gaine, est mû par des muscles qui traversent la poche du rostre et semblent s'incorporer aux muscles longitudinaux du strobila (fig. 1 et 2). La fixation dans la muqueuse de l'hôte est assurée d'une part par les crochets, d'autre part par le pincement de la villosité entre le rostre et sa gaine. Les trois testicules sont disposés en triangle, un poral et deux aporaux. Dans les anneaux adultes, et surtout lorsque l'utérus commence à se développer, ces glandes sont repoussées vers les bords antérieurs et postérieurs du segment. La poche du cirre [1] mesure 91-136/23-35 μ. Elle contient un cirre inerme et une grande vésicule séminale interne. Le réceptacle séminal est très volumineux et persiste longtemps dans les anneaux gravides. L'ovaire est fortement lobé et situé au centre du proglottis. La glande vitellogène possède deux à quatre lobes irréguliers. L'utérus est d'abord nettement lobé (fig. 6) mais apparaît sacciforme à maturité. Il contient un très grand nombre d'œufs de 37-45/27-34 μ. Les oncosphères mesurent 20-24/16-18 μ et leurs crochets 12 μ.

Discussion

D'après nos observations, cette espèce parasite uniquement les Musaraignes du genre *Sorex*. Cependant, plusieurs auteurs la citent chez des *Crocidura* (tableau 2). Dans quelques cas, nous avons pu établir que ces Cestodes n'appartiennent pas à l'espèce de Stieda (101).

Ainsi, Johri (33) signale chez *Crocidura murina* un Ver qu'il identifie comme *Hymenolepis furcata*. Le nombre, la forme et la taille des crochets indiqués par l'auteur indien montrent bien qu'il ne peut s'agir de cette espèce; les Cestodes en question sont beaucoup plus proches de *Hymenolepis tiara* (Dujardin, 1845).

Baer (2) signale *Hymenolepis furcata* chez une Musaraigne indéterminée du Congo. Nous avons revu ce matériel et sommes arrivé à la conclusion que Baer (2) n'avait pas affaire à l'espèce de Stieda (101). En effet, si les crochets du matériel africain sont très semblables à ceux de nos exemplaires (fig. 4), l'anatomie s'en éloigne totalement. Les anneaux sont notablement plus étroits, les organes beaucoup plus petits (sauf la poche du cirre); l'ovaire est allongé et entier (fig. 7). L'utérus est d'emblée sacciforme dans le matériel de Baer (2). Bien que ces exemplaires ne soient pas gravides, on peut distinguer des anneaux possédant des œufs immatures au nombre de 30-50. Or, dans notre matériel, les anneaux gravides contiennent plusieurs centaines d'œufs (800 au minimum). Il est par conséquent nécessaire de renommer l'espèce étudiée par Baer (2) et nous proposons

---

[1] La poche du cirre a toujours été mesurée dans les anneaux adultes.

de l'appeler *Hymenolepis pseudofurcata* nom. nov. (=*H. furcata* BAER, 1925 *nec* STIEDA, 1862).[1]

MEGGITT (63) aurait trouvé *Hymenolepis furcata* chez *Crocidura murina.* Comme le matériel de cet auteur est déposé à l'Institut de Zoologie de Neuchâtel,

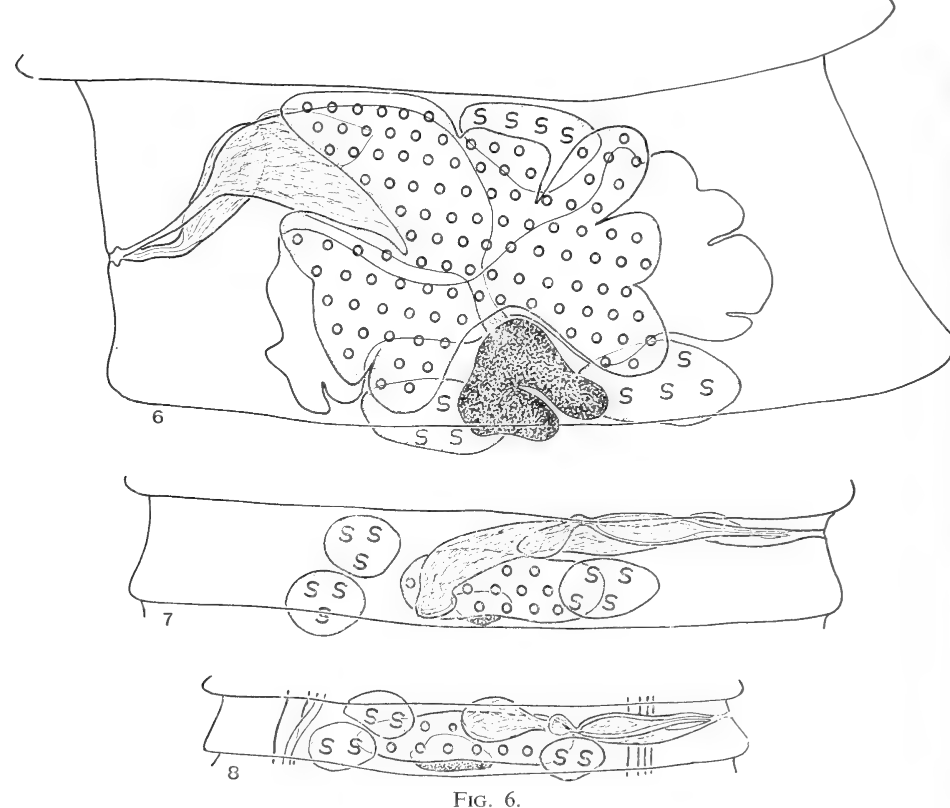


FIG. 6.
Anneau adulte de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862). Fig. 7: idem, *Hymenolepis pseudofurcata* nom. nov. Fig. 8: idem, *Hymenolepis murinae*, nom. nov. Les trois figures sont à la même échelle.

FIG. 7.
Idem, *Hymenolepis pseudofurcata* nom. nov.

FIG. 8.
Idem, *Hymenolepis murinae*, nom. nov. Les trois figures sont à la même échelle.

il nous a été facile de le réétudier. Comme pour le cas précédent, nous pouvons affirmer qu'il ne s'agit pas de l'espèce de STIEDA (101). Les crochets ont une forme différente de celle des exemplaires européens et l'anatomie s'en éloigne également (fig. 5 et 8). Le matériel de MEGGITT (63) se rapproche de celui de BAER (2) par son

[1] La description de *H. furcata* dans la « Faune de France » (JOYEUX et BAER, 37) est hybride puisqu'elle comprend les données des anciens auteurs mêlées à celles de BAER (2).

TABLEAU 2

	STIEDA (1862)	BAER (1925)	MEGGITT (1927)	JOHRI (1934)	JOYEUX et BAER (1936)	SOLTYS (1952)	ZARNOWSKI (1955)	ZARNOWSKI (1955)	PROKOPIC (1957 *b*)	PROKOPIC (1957 *a*)	RYBICKA (1959)	KISIELEWSKA (1961)	SOSINA (1961)	PRÉSENT TRAVAIL
Hôte	*S. araneus*	Musaraigne d'Afrique	*C. murina*	*Crocidura* sp.	*Crocidura, Sorex*	*S. araneus*	*S. araneus*	*C. leucodon*	*Crocidura*	*S. araneus*	*S. araneus*	*S. araneus*	*C. suaveolens*	*S. araneus, S. minutus*
Scolex	151 µ	210 µ	125 µ	170-240 µ	210 µ	200/200 µ			180-212 µ	255 µ	165-227 µ	250-300 µ	147-214 µ	174-279/ 192-320 µ
Rostre		130 µ	70 µ				40-60/ 60-70 µ	70-87/ 75-80 µ	70 µ	70 µ	79-87/ 61-87 µ	86-92 µ	71-84/ 67-84 µ	58-77/ 64-100 µ
Ventouses		80 µ				80 µ						61-101 µ	70-80 µ	48-88/ 59-111 µ
Nombre de crochets	22-28	28	25	36	22-28	28	15-20	24	22-24	24-28	18-20	24-28	24	23-30
Taille des crochets	24 µ	26-28 µ	19-24 µ	16-18 µ	26-28 µ	25 µ	17,6-18,9 µ	23,1-26,4 µ	20-24 µ	20-24 µ	24,5-26,3 µ	22-28 µ	23-26 µ	23-27 µ
Poche du cirre		75-85/22 µ	44-56/ 17 µ	29-40 µ	50/10 µ			92-127 µ			105-150 µ	138-152 µ		91-136/ 23-35 µ
Œufs								40-50/ 35-37 µ			27-35 µ			37-45/ 27-34 µ
Oncosphères								23-30 µ						20-24/ 16-18 µ
Crochets des oncosphères								11-13 µ			12-14 µ			12-13 µ

anatomie, mais les crochets sont nettement différents. L'utérus est également sacciforme dans le matériel de MEGGITT (63), mais il contient un nombre d'œufs plus grand. Nous proposons par conséquent de renommer les Cestodes en question: *Hymenolepis murinae* nom. nov. (= *H. furcata* Meggitt, 1927 *nec* Stieda, 1862).

ZARNOWSKI (110) identifie *Hymenolepis furcata* chez des *Sorex* et des *Crocidura* en Pologne. Il distingue cependant deux formes différentes, l'une correspondant d'après nous à *Hymenolepis uncinata* (Stieda, 1862) chez *Sorex*, l'autre identique à *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) chez *Crocidura*. Nous avons toujours trouvé l'inverse, c'est-à-dire *Hymenolepis furcata* chez *Sorex* et *Hymenolepis uncinata* chez *Crocidura*. Nous nous demandons par conséquent si une interversion d'hôtes ne se serait pas produite lors de la rédaction ou de l'impression du texte de ZARNOWSKI (110). Nous avons écrit à cet auteur pour lui demander des précisions sur ce point, mais n'avons malheureusement pas reçu de réponse.

SOSNINA (95) appelle *Hymenolepis furcata* des Cestodes trouvés chez *Crocidura suaveolens*. Les illustrations publiées avec cette description montrent qu'il s'agit probablement de *Hymenolepis tiara* (Dujardin, 1845).

BAYLIS (11) signale *Hymenolepis uncinata* ? chez *Sorex araneus* près d'Oxford. Il s'agit probablement de *Hymenolepis furcata* d'autant plus que les *Crocidura* ne vivent pas en Grande-Bretagne, à l'exception de quelques îles.

De même, le matériel étudié par VON LINSTOW (56) doit en réalité appartenir à *Hymenolepis furcata*.

Nous avons également revu le Cestode assimilé par BAER (3) à *Hymenolepis uncinata*. Cet exemplaire, récolté chez un *Sorex araneus* en Valais, est en réalité un *Hymenolepis furcata*.

Enfin, PROKOPIC (72, 73) indique la présence de *Hymenolepis furcata* chez des *Sorex* et des *Crocidura* sans comparer entre eux les Cestodes récoltés chez des hôtes différents. Une préparation que cet auteur nous a aimablement prêtée contient un exemplaire appartenant bien à *Hymenolepis furcata*. Cette préparation est étiquetée « *Crocidura suaveolens* ». Nous sommes cependant persuadé que les *Crocidura* ne sont que des hôtes exceptionnels pour *Hymenolepis furcata* puisque nous avons étudié la faune parasite de plus de cent Musaraignes à dents blanches sans jamais trouver ce Cestode.

Hymenolepis jacutensis (Spassky & Morosov, 1959) n. comb.

Synonymes: *Skrjabinacanthus jacutensis* Spassky et Morosov, 1959
Pseudoparadilepis ankeli Brendow, 1969.
Hôte intermédiaire: inconnu.

Cet Helminthe rare a été trouvé à deux reprises, chez un *Sorex araneus* à Jahlay (Belgique) et chez un *Sorex minutus* au Col de Bretolet (VS). La longueur

totale de nos exemplaires ne peut pas être précisée exactement car ils sont fragmentés en plusieurs morceaux. La plus grande largeur mesurée est de 900 μ. Le scolex, d'environ 240 μ de diamètre sur 180 μ de long, porte quatre ventouses ovalaires mesurant 107-118/66-84 μ. Le petit rostre (41 μ de diamètre et 64 μ de long) est armé de 19-22 crochets insérés sur une ligne irrégulière (fig. 9). Comme chez *Hymenolepis spinulosa* Cholodkowsky, 1906, les crochets sont de taille variable (29-50 μ) dans une même couronne. Les testicules se trouvent



FIG. 9.
Rostre évaginé de *Hymenolepis jacutensis* (Spassky et Morosov, 1959).
(Matériel aimablement prêté par le D[r] V. BRENDOW, type de *P. ankeli*).
Explications dans le texte.

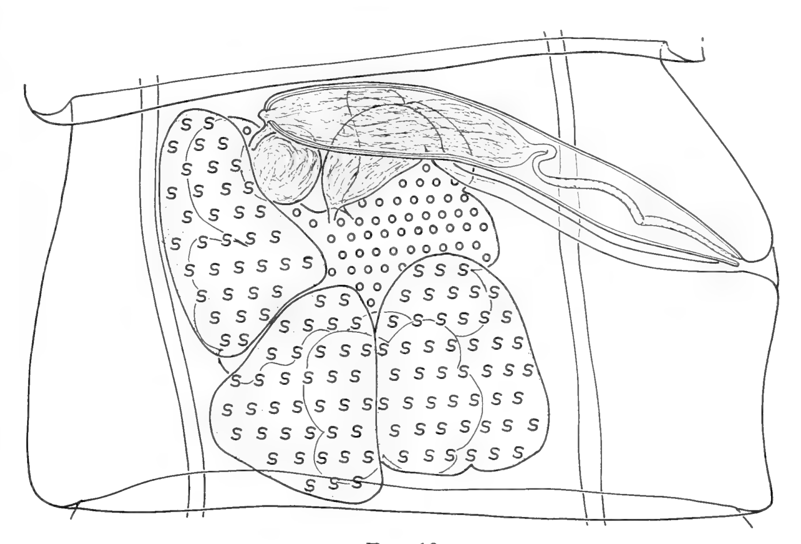


FIG. 10.
Hymenolepis jacutensis (Spassky et Morosov, 1959). Segment adulte; matériel Cl. VAUCHER.

au centre du segment et sont disposés en triangle. La poche du cirre, de grande taille, a 154-165 μ de long et 20-22 μ de diamètre. Elle contient un cirre armé et une grande vésicule séminale interne. La vésicule séminale externe est repliée en arrière de la poche du cirre. L'ovaire, nettement lobé, se trouve au centre du proglottis, dans la partie antérieure. La glande vitellogène est située en arrière de cet organe. Le réceptacle séminal est toujours bien visible (fig. 10). L'utérus reste

lobé même dans les anneaux gravides. Il contient, à maturité, un très grand nombre d'œufs mesurant environ 48/37 μ. Les oncosphères ont 20-28/10-15 μ tandis que leurs crochets mesurent 8-10 μ.

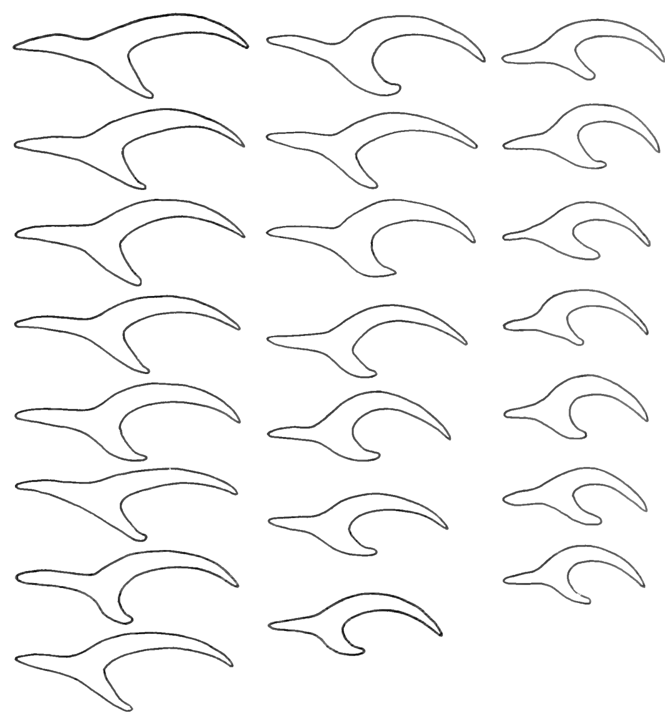


Fig. 11.

Hymenolepis jacutensis (Spassky et Morosov, 1959). Les 22 crochets du rostre d'un individu, dessinés à la même échelle et disposés selon leur taille. Autres explications dans le texte.

Discussion

Comme le montre le tableau 3, nos exemplaires sont quelque peu différents de ceux décrits par Spassky et Morosov (99). En effet, les Cestodes étudiés par les auteurs russes possèdent 26-28 crochets et les nôtres 19-22 seulement; d'autre part, leurs dimensions ne sont pas tout à fait identiques. La forme des crochets est cependant semblable. Spassky et Morosov (99) écrivent que les crochets sont disposés sur deux rangs, mais leur illustration montre bien qu'ils sont insérés à des niveaux différents, le long d'une ligne très irrégulière. Les autres dimensions indiquées par ces auteurs sont un peu plus grandes que celles que nous avons relevées sur notre matériel, sauf en ce qui concerne les œufs. Nous avons remarqué que l'enveloppe externe des œufs est très mince et qu'elle se contracte fortement dans les préparations totales; cela peut expliquer les différences relevées à propos

de ces dimensions. Remarquons également que le matériel des auteurs russes provient d'un *Sorex vir* capturé fort loin de la Belgique (République de Yacoutie) et que les différences relevées peuvent fort bien s'expliquer par l'éloignement géographique. Nos exemplaires sont très semblables à ceux décrits récemment par Brendow (15) chez *Sorex minutus* en Allemagne. Cet auteur a eu l'amabilité de nous prêter quelques exemplaires des Cestodes qu'il a étudiés et nous avons pu constater qu'ils appartiennent à la même espèce que les nôtres. Brendow (15) écrit que les crochets du rostre sont disposés en deux couronnes. En fait, ils sont insérés sur plusieurs niveaux comme le montre la figure 9. Cette particularité se rencontrant également chez *Hymenolepis spinulosa* Cholodkowsky, 1906, nous ne pensons pas que la création du genre *Pseudoparadilepis* Brendow, 1969 se justifie pour le moment. Nous considérons donc *P. ankeli* Brendow, 1969 comme synonyme de *Hymenolepis jacutensis* (Spassky et Morosov, 1959). Enfin, si les crochets du rostre étaient vraiment disposés en deux couronnes séparées comme l'écrivent ces auteurs, on devrait logiquement trouver une série de grands crochets et une autre de petits crochets. La figure 11 montre que ce n'est pas le cas et que si l'on dessine tous les crochets d'un même scolex préparé par écrasement dans le milieu de Berlese, on peut les disposer en une série régulièrement décroissante.

Tableau 3

	S. jacutensis (Spassky, 1959)	*P. ankeli* (Brendow, 1969)	*H. jacutensis* Présent travail
Scolex	286 μ	312-516/ 324-540 μ	240/180 μ
Rostre	80 μ	63-84/ 105-135 μ	41/64 μ
Ventouses	154/ 110-116 μ	150-240 μ	107-118/ 66-84 μ
Nombre de crochets	26-28 (2/13-14)	22	19-22
Taille des crochets	37 et 53 μ	29-33 et 48-53 μ	29-50 μ
Poche du cirre	146-228/ 42-48 μ	280/ 24-30 μ	154-165/ 20-22 μ
Œufs	32/18-21 μ	36/25 μ	48/37 μ
Oncosphères			20-28/ 10-15 μ
Crochets des oncosphères		11 μ	8-10 μ

Hymenolepis spinulosa Cholodkowsky, 1906

Synonyme: *Vigisolepis barboscolex* Spassky, 1949.
Hôtes intermédiaires: Collemboles — *Tomocerus flavescens* Tullberg (Bibliographie: 80).

Nos plus grands exemplaires mesurent environ 35 mm de long et 600 μ de large. Le scolex a 160-229 μ de diamètre et 142-281 μ de long. Le rostre (59-70 μ

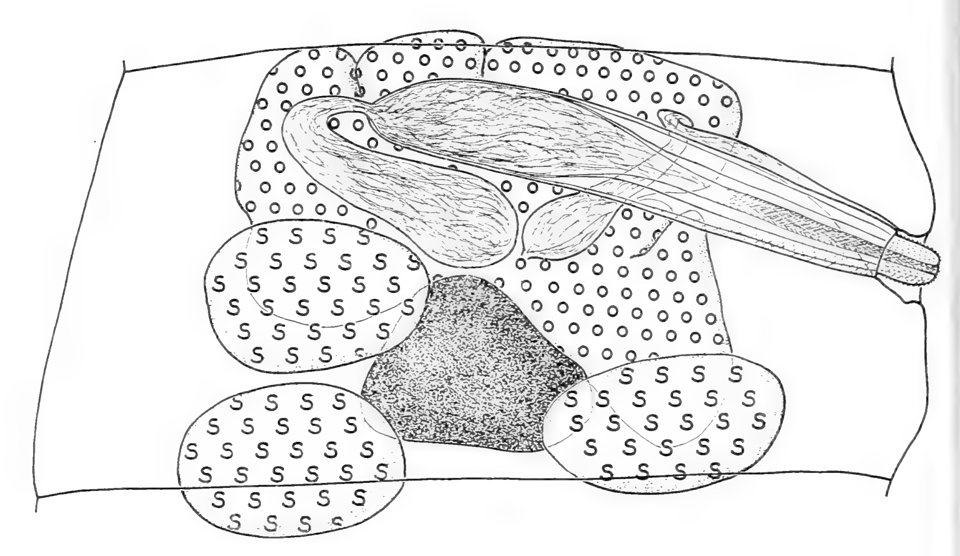


FIG. 12.
Hymenolepis spinulosa Cholodkowsky, 1906. Anneau adulte.

de diamètre et 59-95 μ de long) porte une couronne de 17-20 crochets (fig. 27) insérés sur une ligne onduleuse. Nous avons déjà rencontré une disposition analogue chez *Hymenolepis jacutensis*. La taille des crochets varie dans de fortes proportions, de 26 à 38 μ. En arrière des crochets typiques, on observe 6 rangées de petites épines dont les plus grandes mesurent 12 μ. Les ventouses sont ovalaires: 61-113/48-86 μ. Les trois testicules sont disposés en triangle, deux étant aporaux et l'autre poral. La poche du cirre est très grande par rapport à la taille du segment; elle mesure 114-204/13-19 μ et contient une importante vésicule séminale interne et un gros cirre fortement armé. La vésicule séminale externe est bien visible, repliée vers le centre du proglottis. L'ovaire, fortement lobé, occupe le milieu du segment. La glande vitellogène, entière, est située à l'intérieur du triangle formé

TABLEAU 4

	CHOLODKOWSKY (1906) *H. spinulosa*	BAER (1932) *H. spinulosa*	SPASSKY (1949) *V. barboscolex*	SOLTYS (1952) *H. spinulosa*	SOLTYS (1954) *H. spinulosa*	PROKOPIC (1956) *V. barboscolex*	POJMANSKA (1957) *V. barboscolex*	RYBICKA (1959) *H. spinulosa*	KISIELEWSKA (1961) *H. spinulosa*	PRÉSENT TRAVAIL
Scolex:		300 μ	210/210 μ		210/210 μ		100 μ	175-180 μ	196-288 μ	160-229/ 142-281 μ
Rostre					100 μ		37/62 μ	50-63/ 90-110 μ	62-74/ 112-135 μ	59-70/ 59-95 μ
Ventouses		90 μ	69 μ	100 μ	83 μ	80-100 μ	57 μ	85 μ	82-101 μ	48-86/ 61-113 μ
Nombre de crochets	18-20	18-20		18-20		16-20			16-18	17-20
Taille des crochets	6*-34 μ	36,8 μ	33-38 μ	34 μ	33 μ	28-36 μ	37 μ	35-37 μ	31-33 μ	26-38 μ
Poche du cirre		200/30 μ	126-140/ 30-47 μ				92-175/ 25 μ	150-230/ 15-18 μ	202-214 μ	114-204/ 13-39 μ
Œufs		46 μ				40-46 μ				35-45/ 18-22 μ
Oncosphères	23 μ **	23 μ		23 μ **			25/15 μ			21-29/ 12-16 μ
Crochets des oncosphères										8-9 μ

* probablement 26-34 μ.
** dimensions indiquées pour les œufs, mais correspondant en fait à celles des oncosphères.

par les testicules et le vagin forme un petit réceptacle séminal (fig. 12). L'utérus est d'abord bilobé mais devient sacciforme dans les anneaux gravides. Il contient de très nombreux œufs allongés de 35-45/18-22 μ. Les oncosphères ont 21-29/12-16 μ et leurs crochets mesurent 8-9 μ.

Discussion

Dans la description originale, Cholodkowsky (19) écrit que les épines du rostre sont disposées sur 4 rangs. Spassky (97) observe 6 rangées d'épines et crée pour cela une espèce nouvelle: *Vigisolepis barboscolex.* Divers auteurs admettent l'espèce de Spassky (97), la ramènent au rang de sous-espèce ou enfin la considèrent comme synonyme de *Hymenolepis spinulosa.* Si l'on examine attentivement la figure illustrant la description de Cholodkowsky (19), on s'aperçoit que l'auteur a figuré 3 rangs d'épines sur la moitié du pourtour du rostre (ce qui ferait donc 6 rangées au total), alors que le texte ne mentionne que 4 rangs. En fait, il est difficile de compter exactement ces rangs d'épines sur les préparations totales. Nous avons compté à de nombreuses reprises 6 rangées mais nous ne pouvons pas affirmer que cela soit toujours le cas. Nous n'avons pas jugé nécessaire d'effectuer un grand nombre de coupes transversales de scolex pour préciser plus exactement ce caractère, qui ne peut pas de toute manière, justifier à lui seul la conservation de l'espèce de Spassky (97). D'ailleurs, le tableau 4 montre que les autres caractères habituels de discrimination ne permettent pas de différencier *Vigisolepis barboscolex* de *Hymenolepis spinulosa.*

Hymenolepis schaldybini (Spassky, 1947)

Synonymes: *Neoskrjabinolepis schaldybini* Spassky, 1947.
Hymenolepis scalaris (Dujardin, 1845) *sensu* Baer, 1932; Baylis, 1928 ?; Lewis, 1967 ?; Stammer, 1955 ?; Vaucher et Hunkeler, 1967; Wahl, 1967.
Hymenolepis singularis Cholodkowsky, 1912 *sensu* Baylis, 1934; Kisielewska, 1958, 1961; Kobulej, 1953; Pojmanska, 1957; Prokopic, 1956, 1968; Rybicka, 1959, *pro parte ;* Zarnowski, 1955, *pro parte.*
Hymenolepis scutigera (Dujardin, 1845) *sensu* Dollfus, 1961.
Neoskrjabinolepis schaldybini Spassky, 1947 *sensu* Schaldybin, 1964 *pro parte.*

Hôtes intermédiaires: Coléoptères — *Catops* sp., *Oeceoptoma thoracica* (L.) (Bibliographie: 44, 79).

Les individus gravides ne dépassent guère 10 mm de long. La longueur totale est cependant difficile à préciser dans d'étroites limites, car les anneaux gravides se détachent très facilement du strobila au moment de la fixation ou lors des

manipulations. Selon leur état de contraction, les Vers mesurent 190-420 μ de large. Le scolex a 187-229 μ de diamètre; sa longueur est de 146-164 μ lorsque le rostre est invaginé, mais atteint 265 μ lorsqu'il est évaginé. Les ventouses arrondies ont 63-90 μ de diamètre. Le rostre rétracté a 31-68 μ de diamètre et 86-114 μ de long. Evaginé, il mesure 55-79/86-125 μ. Les crochets (fig. 25) sont toujours au nombre de 10 et mesurent, d'après nos observations, 35-41 μ.

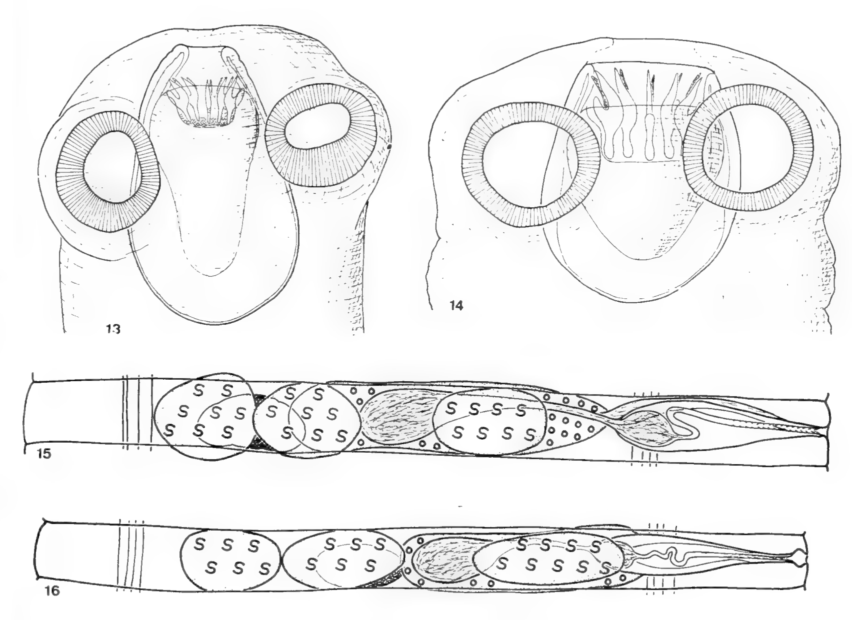


Fig. 13 et 16.
Scolex et anatomie de *Hymenolepis schaldybini* (Spassky, 1947).

Fig. 14 et 15.
Scolex et anatomie de *H. singularis* Cholodkowsky, 1912.
Les scolex et les anneaux adultes sont représentés à la même échelle.

L'anatomie interne n'est bien visible que chez les individus très peu contractés. Les trois testicules sont disposés en une rangée transversale, le testicule poral étant généralement plus allongé que les deux autres. La poche du cirre mesure 50-68 μ de long et 8-10 μ de diamètre; elle contient un cirre armé, un long canal éjaculateur replié et une petite vésicule séminale interne. L'ovaire se trouve dans les deux tiers poraux du segment et n'est pas lobé. La glande vitellogène est située aporalement par rapport à l'ovaire. Le vagin se dilate en un court réceptacle séminal (fig. 16). Au début de sa croissance, l'utérus a la forme d'un tube transversal fortement lobé, mais il devient par la suite sacciforme et remplit tout le proglottis. Nous n'avons jamais vu la fusion des utérus dans des proglottis successifs comme le signale Spassky (96). Cette particularité semble d'ailleurs exceptionnelle puis-

qu'elle n'a été observée que par l'auteur russe et une fois par RYBICKA (86). D'après nos observations, les anneaux gravides restent bien individualisés et deviennent deux à trois fois plus longs que larges lorsqu'ils contiennent des œufs mûrs. Ces derniers sont ovalaires et mesurent 58-68/41-59 µ. Les oncosphères ont 25-32/18-25 µ et leurs crochets 11-12 µ. Les données de SPASSKY (96) et les nôtres sont résumées dans le tabeau 5.

DISCUSSION

Dans un précédent travail (VAUCHER et HUNKELER, 104), nous avions appelé ce Cestode *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845), espèce décrite d'un « *Sorex araneus* » à Rennes. Nous n'avions pas accordé une grande importance à une petite différence dans le nombre des crochets (10 dans notre matériel, 12 dans la description originale). Cependant, la constance du nombre de crochets de nos spécimens nous a incité à étudier cette espèce de plus près et à revoir attentivement le travail de DUJARDIN (25). Cet auteur aurait trouvé *Hymenolepis scalaris* chez « *Sorex araneus* » et cite, chez le même hôte, *Hymenolepis pistillum*, *tiara* et les *Proglottis* (=*Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1936), alors qu'il ne constate *Hymenolepis scutigera* que chez « *Sorex tetragonurus* ». Notre collection contient de très nombreux spécimens de *Hymenolepis scutigera*, qui ont toujours été récoltés chez *Sorex araneus* et *minutus*. En outre, chez *Crocidura russula*, nous avons trouvé *Hymenolepis pistillum*, *tiara* et *Pseudhymenolepis redonica* à de nombreuses reprises. Les auteurs polonais qui ont travaillé à Bialowieza et dans d'autres localités de Pologne ont disséqué un très grand nombre de *Sorex* sans jamais constater la présence de ces trois Cestodes chez les Musaraignes à dents rouges. Nous sommes donc arrivé à la conclusion que le « *Sorex araneus*» de DUJARDIN (25) doit être pris au sens de SCHREBER (1777) ou de BECHSTEIN (1801) (*in* MILLER, 66), c'est-à-dire d'un synonyme de *Crocidura russula* (Hermann)! Chez cette Musaraigne, nous avons trouvé le véritable *Hymenolepis scalaris*, cité sous le nom de *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925 dans notre précédent travail (104). Etant donnée la spécificité très stricte des Cestodes de Musaraignes, nous avons considéré tous les *Hymenolepis scalaris* décrits de *Sorex* comme synonymes de *Hymenolepis schaldybini*. Cependant, dans notre liste de synonymes, nous avons ajouté un point d'interrogation lorsque la publication ne contenait aucune indication de taille des crochets ou aucune illustration.

De nombreux parasitologistes considèrent *Hymenolepis schaldybini* (Spassky, 1947) comme synonyme de *Hymenolepis singularis* Cholodkowsky, 1912: KOBULEJ (51), ZARNOWSKI (110), KISIELEWSKA (44), POJMANSKA (70), PROKOPIC (71, 79), RYBICKA (86). Si l'anatomie interne et l'aspect général des deux espèces sont en effet très semblables, le diamètre du scolex, celui du rostre et la taille des crochets sont constamment plus grands chez *Hymenolepis singularis* (tableau 6 et fig. 13, 14).

D'autre part, les crochets de cette dernière espèce possèdent une large palette aplatie à la base du manche qui ne s'observe jamais chez *Hymenolepis schaldybini* (fig. 24, 25). On pourrait objecter que Kobulej (51) en Hongrie et Prokopic (71) en Tchécoslovaquie trouvent des exemplaires de *Hymenolepis schaldybini* (cités par ces auteurs sous le nom de *Hymenolepis singularis*) dont les crochets sont un peu plus grands que ceux de nos spécimens: 42-46 et 40-48 μ. Mais les dessins publiés montrent sans équivoque que ces crochets appartiennent au type « *schaldybini* ».

Tableau 5

	Spassky (1947)	Présent travail
Longueur max.	3,7 mm	env. 10 mm
Largeur max.	240 μ	190-420 μ
Scolex	200-260/200-240 μ	187-229/146-265 μ
Rostre	80/100 μ	31-79/86-125 μ
Ventouses	86 μ	63-90 μ
Nombre de crochets	10	10
Taille des crochets	39-40 μ	35-41 μ
Poche du cirre	—	50-68/41-59 μ
Œufs	45 μ	58-68/41-59 μ
Oncosphères	25 μ	25-32/18-25 μ
Crochets des oncosphères	—	11-12 μ

Baylis (12) a trouvé cette espèce en Grande-Bretagne mais l'appelle *Hymenolepis singularis.* Comme ses exemplaires ont des crochets d'environ 35 μ, cet auteur suppose qu'une erreur typographique s'est glissée dans la publication de Cholodkowsky (20), qui indique 55 μ. Il est certain que Baylis (12) n'avait pas assez de matériel à sa disposition pour se rendre compte qu'il n'avait pas affaire à *Hymenolepis singularis.*

Quant à Schaldybin (90), il ne semble pas séparer les deux espèces puisqu'il indique que les crochets de *Hymenolepis schaldybini* mesurent 39-52 μ.

Hymenolepis singularis Cholodkowsky, 1912

Synonymes: *Hymenolepis singularis* Cholodkowsky, 1912 *nec* Baylis, 1934; Kisielewska, 1958, 1961; Kobulej, 1953; Pojmanska, 1957; Prokopic, 1956, 1958; Rybicka, 1959, *pro parte ;* Zarnowski, 1955, *pro parte.*

Neoskrjabinolepis schaldybini Spassky, 1947 *sensu* Schaldybin, *pro parte.*
Hôtes intermédiaires: Coléoptères ? [1]

Les plus grands exemplaires gravides que nous avons trouvés mesurent 24 mm de long. Leur largeur varie entre 200 et 500 μ en général, mais nous avons identifié un Ver mesurant 750 μ de large. Le scolex a 229-343 μ de diamètre et 146-265 μ de long. Les quatre ventouses arrondies ou à peine ovalaires ont 67-96/79-110 μ. Les dimensions du rostre sont les suivantes: 97-120 μ de diamètre et 70-137 de long.

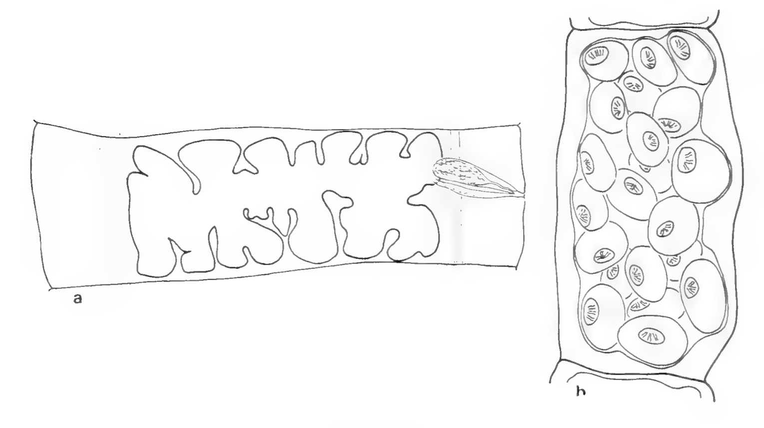


FIG. 17 *a*.
Utérus jeune de *Hymenolepis singularis* Cholodkowsky, 1912.

FIG. 17 *b*.
Utérus gravide de *H. schaldybini* (Spassky, 1947).

Il y a toujours 10 crochets de 56-67 μ (fig. 24); l'extrémité du manche est constamment élargie en une palette aplatie. Une telle palette, encore plus développée, existe chez un Cestode parasite des Grèbes *(Podiceps)*, *Hymenolepis furcigera* (Krabbe, 1869) (JOYEUX et BAER, 39). L'anatomie interne est identique à celle de *Hymenolepis schaldybini* (Spassky, 1947): trois testicules en ligne, ovaire dans la partie porale du proglottis et vitellogène aporal par rapport à l'ovaire. La poche du cirre, qui contient une petite vésicule séminale interne, un long canal éjaculateur replié et un cirre armé, mesure 47-58/9-11 μ. Le réceptacle séminal et la vésicule séminale externe n'offrent rien de particulier (fig. 15). Comme chez l'espèce

[1] Nous avons pu établir que les données relatives au cycle évolutif de cette espèce se rapportent en fait à *Hymenolepis schaldybini* (voir page 22). PROKOPIC et MAUER (82) indiquent *Necrophorus vespilio* L., *Oeceoptoma thoracica* (L.) et *Silpha obscura* L. comme hôtes intermédiaires pour *Hymenolepis singularis*. Comme ces auteurs ne précisent pas la longueur des crochets de leur matériel, il est impossible de savoir s'ils avaient affaire à *Hymenolepis singularis* ou à *H. schaldybini*.

voisine, l'utérus est un tube transversal lobé (fig. 17) au début de sa formation qui devient sacciforme dans le proglottis gravide. Les œufs ovalaires ont 59-84/39-47 μ. Les oncosphères mesurent 20-36/19-25 μ alors que leurs crochets sont longs de 11-12 μ.

Discussion

Nous avons déjà discuté de la synonymie admise par plusieurs auteurs entre *Hymenolepis schaldybini* (Spassky, 1947) et *Hymenolepis singularis* Cholodkowsky, 1912. Pour les raisons exposées plus haut, nous considérons ces deux espèces comme valables.

Tableau 6

	Hymenolepis schaldybini (Spassky, 1947)	*Hymenolepis singularis* Cholodkowsky, 1912
Longueur max. des ind. gravides	env. 10 mm	24 mm
Largeur max.	190-420 μ	200-500 (760) μ
Diamètre du scolex	187-229 μ	229-243 μ
Diamètre du rostre	31-79 μ	97-120 μ
Taille des crochets	35-41 μ	56-67 μ

En 1932, Baer (5) redécrit pour la première fois *Hymenolepis singularis* et signale que les testicules sont disposés en triangle. Nous avons revu le matériel en question et constaté que l'hôte était déjà sans doute mort dans le piège avant la dissection et que les Cestodes étaient un peu macérés au moment de la fixation. Nous ne pensons donc pas que Baer (5) avait affaire à des exemplaires montrant l'anatomie typique de l'espèce. Les préparations de crochets que nous avons examinées permettent cependant de confirmer l'exactitude de l'identification de ce matériel.

Hymenolepis scutigera (Dujardin, 1845)

Synonymes: *Hymenolepis toxometra* Baer, 1932.
Hymenolepis scutigera (Dujardin, 1845) *nec* Dollfus, 1961.
Hôtes intermédiaires: Siphonaptères — *Ctenophthalmus congener grulichi* Beaucournu, *C. agyrtes* (Heller), *C. assimilis* (Taschenberg), *C. bisoctodentatus* Kolenati, *Paleopsylla soricis* (Dale) (Bibliographie: 82, 83).

Ce Cestode très fréquent chez les *Sorex* atteint 37 mm de long à l'état adulte mais reste toujours très étroit. Dans de bonnes conditions de fixation, les anneaux

adultes ne mesurent que 115-120 µ de large; fortement contractés, leur largeur maximum est d'environ 220 µ. Les proglottis gravides s'allongent considérablement et sont 8 à 10 fois plus longs que larges. Cela distingue immédiatement ce Cestode

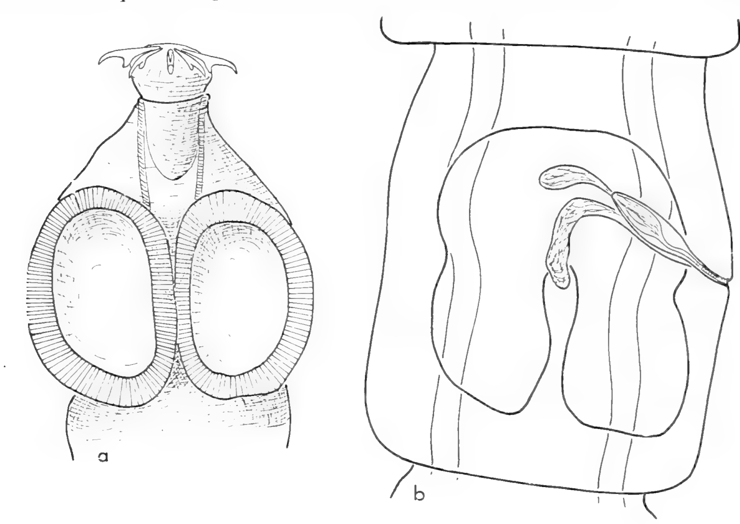


FIG. 18.
Hymenolepis scutigera (Dujardin, 1845): scolex (*a*) et utérus jeune (*b*).

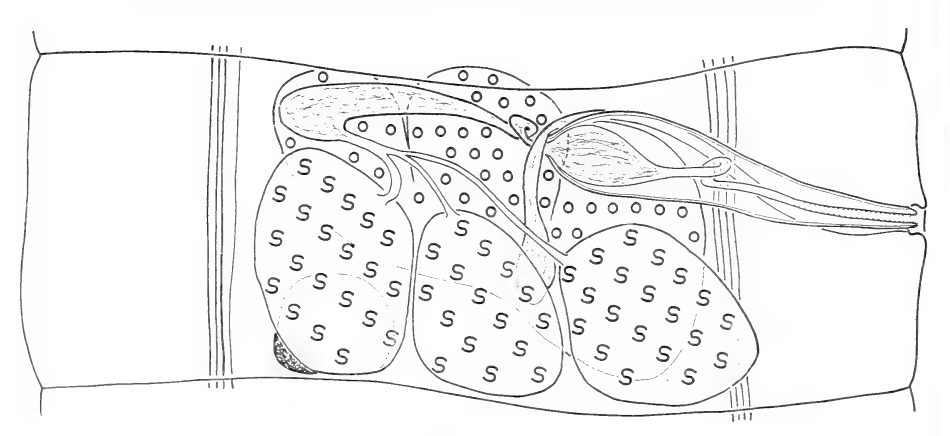


FIG. 19.
Anatomie de *Hymenolepis scutigera* (Dujardin, 1845).

de tous les autres *Hymenolepididae* parasites de Soricidae. Le scolex, fortement aplati dorso-ventralement, mesure 123-165 µ de largeur, 87-110 µ d'épaisseur et 100-164 µ de long lorsque le rostre est invaginé, jusqu'à 200 µ lorsqu'il est évaginé (fig. 18). Les dimensions du rostre sont les suivantes: 34-47/37-59 µ. Il y a invariablement 10 crochets de 32-36 µ (fig. 26). La taille des ventouses varie dans de fortes

proportions selon l'état de contraction des spécimens: 61-128/45-77 μ. Les trois testicules sont toujours disposés en une rangée transversale. Dans les jeunes anneaux, ils occupent tout l'espace compris entre les canaux excréteurs. L'ovaire est généralement trilobé, mais la glande vitellogène est arrondie, entière et située devant le testicule aporal. La poche du cirre — ce dernier est armé — mesure 39-54/10-16 μ. Le réceptacle séminal et les vésicules séminales ne présentent rien de particulier (fig. 19). Au début de sa croissance, l'utérus a la forme d'un U renversé; plus tard, il remplit tout l'anneau. Les œufs sont elliptiques, de grande taille (63-88/36-54 μ) mais les oncosphères restent petites (20-22/15-17 μ). Leurs crochets mesurent environ 8 μ.

Discussion

Baer (5) a décrit *Hymenolepis toxometra* parasite de *Sorex araneus* en Valais et qui est identique à *Hymenolepis scutigera* (Dujardin, 1845). Dans la publication de Joyeux et Baer (37), *Hymenolepis toxometra* est mis en synonymie avec *Hymenolepis scutigera*, comme l'avait proposé Baylis (12).

Hymenolepis prolifer (Villot, 1880)

Synonymes: *Hymenolepis curiosa* Stammer, 1955.
Pseudodiorchis multispinosa Zarnowski, 1955.
Pseudodiorchis kampinosi Rybicka, 1958.

Hôtes intermédiaires: Diplopodes — *Glomeris limbata* Lutz, *G. conspersa* Koch, *Craspedosoma alemanicum* Verhœff (Bibliographie: 9, 36, 100).

Cette minuscule espèce ne dépasse pas 1,1 mm de long à l'état adulte. On trouve des exemplaires gravides à la taille de 400 μ déjà. La plus grande largeur du Ver est comprise entre 130 et 200 μ. Fréquemment, les anneaux gravides sont suivis d'un petit nombre d'anneaux stériles plus étroits, qui ne contiennent pas trace d'œufs. Les proglottis normaux sont extrêmement larges aussi bien sur le vivant que chez les exemplaires fixés et colorés. L'anatomie n'est donc guère visible sur les préparations totales et il est nécessaire de l'étudier sur coupes.

Le scolex mesure 105-169 μ de diamètre et 69-119 μ de long. Lorsque le rostre est évaginé, la longueur du scolex peut atteindre 160 μ. Les ventouses, arrondies ou légèrement ovalaires, ont 39-68/34-64 μ. Le rostre a les dimensions suivantes: 28-39 μ de diamètre et 19-37 μ de long. Il porte environ 190 minuscules crochets (fig. 21) de 6-7 μ. De même type que celui de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862), le rostre coulisse dans une gaine protractile (fig. 20); la muqueuse de l'intestin de l'hôte est pincée entre le rostre et la gaine. Bien qu'ils soient minuscules, les crochets contribuent à fixer très efficacement les Vers qui se rompent souvent au

niveau du scolex quand on cherche à les isoler. Les coupes que nous avons effectuées confirment la description de BAER et DELLA SANTA (9). Il y a trois testicules

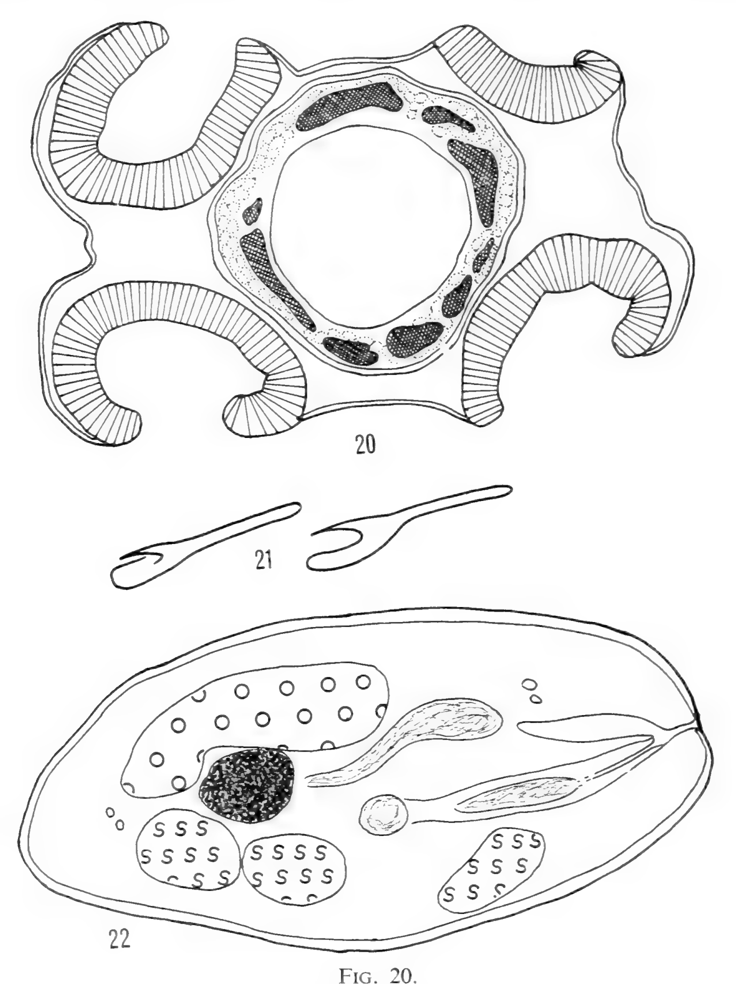


FIG. 20.
Coupe transversale d'un scolex de *Hymenolepis prolifer* (Villot, 1880).
Remarquer le rostre entouré de ses muscles et de faisceaux glandulaires.

FIG. 21.
Deux crochets du rostre.

FIG. 22.
Coupe transversale d'un anneau adulte de *H. prolifer*.

de 15-23/8-15 μ. La poche du cirre mesure 28-45/9-11 μ; elle contient un cirre armé. Très souvent, la vésicule séminale externe est repliée à la face dorsale de la poche du cirre. L'ovaire se trouve dans les deux tiers aporaux du segment et le vitellogène entre les testicules aporaux et l'ovaire (fig. 22). Cet emplacement peu habituel du

vitellogène avait aussi été remarqué par Baer et Della Santa (9). Le vagin est suivi du réceptacle séminal qui aboutit à l'ootype, très près du vitellogène. L'atrium génital est bien marqué. L'utérus, sacciforme, s'accroît rapidement alors que les testicules puis l'ovaire et le vitellogène dégénèrent. A maturité, il occupe tout le centre du proglottis gravide. Les œufs sont toujours peu nombreux et mesurent 40-48/28-37 μ, les oncosphères 22-26/16-19 μ et leurs crochets 9-10 μ.

Discussion

Jusqu'en 1955 ce Cestode n'était connu que par sa forme larvaire *Urocystis prolifer* Villot, 1880. Joyeux (36) la signale en plusieurs localités de France, infeste sans succès des Musaraignes musettes *(Crocidura russula)* avec des larves récoltées chez *Glomeris* mais suggère d'infester des Musaraignes du genre *Sorex*. Stammer (100) établit la correspondance entre l'*Urocystis prolifer*, qu'il retrouve en Allemagne et de minuscules Cestodes infestant les Carrelets qu'il capture. Il distingue cependant deux types de larves, l'une chez *Glomeris*, l'autre chez *Craspedosoma* et nomme cette dernière *Hymenolepis curiosa*. Mais il ne peut pas distinguer les Vers adultes et ne les décrit pas. En 1955, Zarnowski (110) publie la description de *Pseudodiorchis multispinosa* aussi caractérisé par sa très petite taille et de nombreux minuscules crochets. *Pseudodiorchis kampinosi* Rybicka, 1958, est également très semblable à *Hymenolepis prolifer*. En 1961, Baer et Della Santa (9) retrouvent la larve et le Cestode adulte dans le canton de Neuchâtel et donnent une description détaillée du parasite. Ils considèrent à juste titre que *Hymenolepis curiosa* Stammer, 1955 est synonyme de *Hymenolepis prolifer* (Villot, 1880), car les particularités de la larve de la première espèce, typiques selon l'auteur allemand, ont aussi été constatées chez la seconde. Avec Baer et Della Santa (9), nous admettons que *Pseudodiorchis multispinosa* Zarnowski, 1955 et *P. kampinosi* Rybicka, 1958 sont synonymes de *Hymenolepis prolifer* (Villot, 1880). Kisielewska (47, 48) met *P. multispinosa* en synonymie avec *Hymenolepis prolifer* mais ne se prononce pas quant à *P. kampinosi* dans le premier travail (47) et, plus tard, le considère comme une espèce distincte (48). Les différences constatées entre ces trois Vers concernent le nombre des testicules et les crochets du rostre (nombre et taille). Si les auteurs polonais n'ont observé que deux testicules, c'est qu'ils n'ont apparemment pas fait de coupes transversales des anneaux adultes. Quant au nombre de crochets, il semble varier assez fortement (de 80 à 190 environ, voir tableau 7). Nous pensons cependant qu'il ne faut pas attribuer trop d'importance à cette variation qui doit être due avant tout à la difficulté de compter de si petits crochets. Le tableau 7 résume les descriptions de *Hymenolepis prolifer* et des espèces que nous considérons comme ses synonymes.

Lewis (55) pense avoir trouvé l'espèce américaine *Protogynella blarinae* Jones, 1943 chez *Sorex araneus* et *minutus* en Grande-Bretagne. L'auteur ne donne

aucune description et aucun dessin de son matériel, mais nous pensons qu'il avait affaire à *Hymenolepis prolifer*.

TABLEAU 7

	BAER et DELLA SANTA (1960) (*H. prolifer*)	RYBICKA (1958) (*P. kampinosi*)	ZARNOWSKI (1955) (*P. multispinosa*)	PRÉSENT TRAVAIL (*H. prolifer*)
Longueur	270-548 μ	670-900 μ	350-600 μ	400-1100 μ
Largeur max.	90-137 μ	120-175 μ	100-142 μ	130-200 μ
Scolex	128-137 μ	90-145/ 114-160 μ	100-117 μ	105-160/ 69-160 μ
Ventouses	37-55 μ	50-65 μ	51-55/ 40-48 μ	39-68/ 34-64 μ
Rostre	27-34 μ	44-52/ 40-43 μ	22-24/ 40-46 μ	28-39/ 19-37 μ
Nombre de crochets	160-180	80-120	120-130	env. 190
Taille des crochets	5,5-6,4 μ	7 μ	5,5 μ	6-7 μ
Testicules	13 μ	12-15/ 5-7 μ	8,8-11 μ	15-23/ 8-15 μ
Poche du cirre	45/5,6 μ	44-53 μ 58-67 μ	34-48 μ	28-45/ 9-11 μ
Œufs	45-50/ 34-40 μ	35-44/ 30-33 μ	50-61/ 36-44 μ	40-48/ 28-37 μ
Oncosphères	18-20/ 14-17 μ	23-26 μ	30-33/ 18,7-22 μ	22-26/ 16-19 μ
Crochets des oncosphères	9-10 μ	9 μ	10-11 μ	9-10 μ

Hymenolepis stefanskii Zarnowski, 1954

Hôte intermédiaire: inconnu.

Cette petite espèce, très caractéristique, ne possède qu'un petit nombre d'anneaux. Nos exemplaires gravides sont formés de 10 à 18 proglottis seulement. La longueur maximum est de 3,6 mm environ et la plus grande largeur de 450 μ. Le scolex, qui mesure 128-178 μ de diamètre et 128-174 μ de long, possède quatre grandes ventouses ovalaires dont les dimensions sont les suivantes: 82-174/50-79 μ. Le rostre a 40-66 μ de diamètre et 36-66 μ de long. Il porte 15-17 crochets de 28-30 μ (fig. 28). Les trois testicules sont disposés en ligne dans la moitié posté-

rieure du segment. La poche du cirre est énorme par rapport à la taille du proglottis adulte puisqu'elle en occupe presque toute la largeur (fig. 23). Elle mesure 67-117 μ de long et 13-19 μ de diamètre. Le cirre est armé et la vésicule séminale interne de grande taille. Le canal éjaculateur est replié sur lui-même à l'intérieur de la poche du cirre. La vésicule séminale externe est recourbée à la face dorsale de cet organe. L'ovaire possède deux lobes et se trouve au centre du segment, dans la zone antérieure. La glande vitellogène est située entre l'ovaire et le testicule médian.

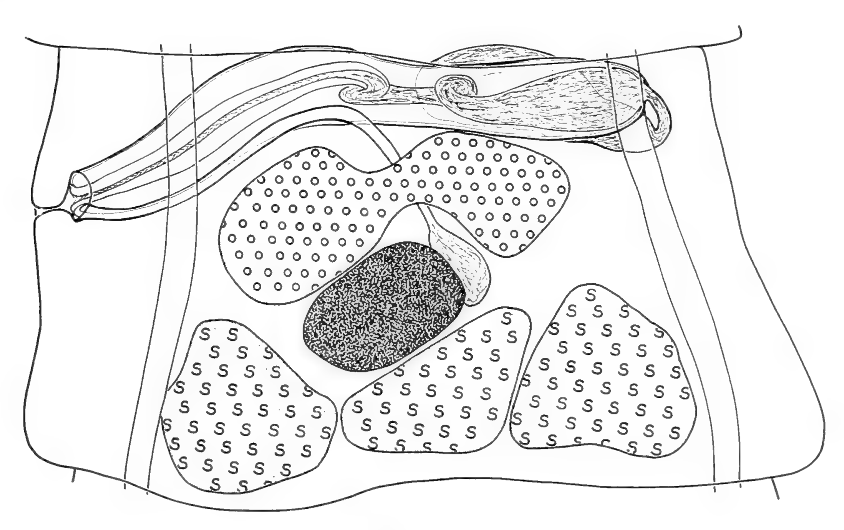


Fig. 23.
Anatomie de *Hymenolepis stefanskii* (Zarnowski, 1954).

On observe un petit réceptacle séminal à proximité de la glande vitellogène. L'utérus n'est visible que dans les derniers anneaux du strobila. D'abord fortement lobé, il occupe rapidement tout l'anneau gravide. Les œufs, de grande taille, possèdent une enveloppe externe très mince et ne peuvent être mesurés avec précision que sur des anneaux conservés au formol ou à l'alcool à 70°; ils mesurent 45-60/31-40 μ. Les oncosphères sont beaucoup plus petites, 18-21/14-17 μ et possèdent des crochets de 9-11 μ.

Discussion

Nos observations concordent presque exactement avec les descriptions connues de ce parasite (Zarnowski, 109, 110; Rybica, 86; Wahl, 107). La seule différence qui nous semble digne d'être signalée concerne le nombre des crochets: Zarnowski (109) signale 15-22 crochets, Wahl (107) 14-22 alors que nous trouvons dans notre matériel 15-17 crochets.

B. Parasites de Musaraignes du genre *Sorex*, a scolex inerme

Hymenolepis diaphana Cholodkowsky, 1906

Synonymes: *Ditestolepis diaphana* (Cholod., 1906) Soltys, 1952.
Neoskrjabinolepis diaphana (Cholod., 1906) Kobulej, 1953.
Soricina diaphana (Cholod., 1906) Zarnowski, 1955.
Spasskylepis ovaluteri Schaldybin, 1964.

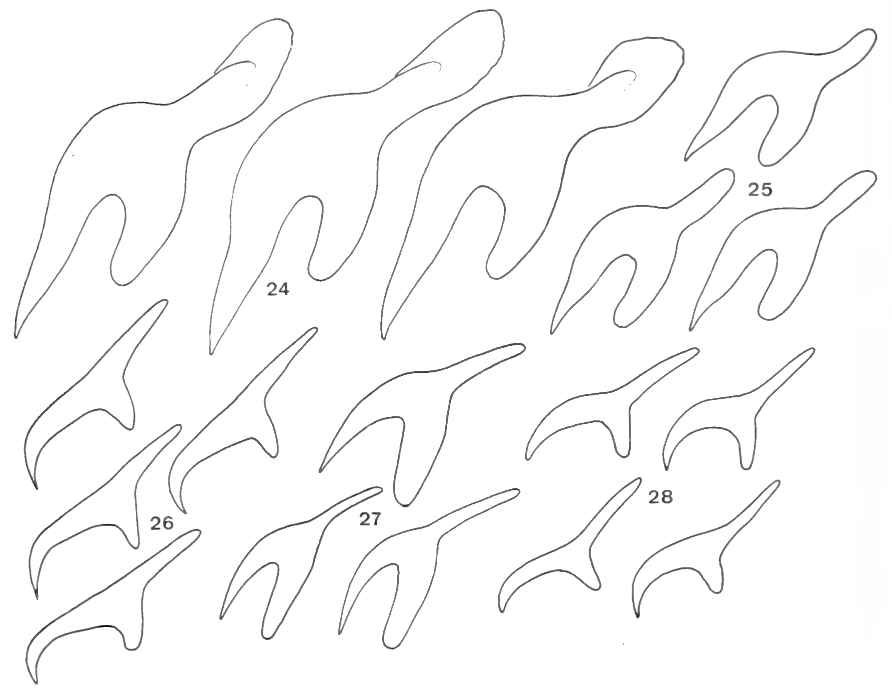


Fig. 24-28.
Crochets d'*Hymenolepis* parasites de *Sorex*, dessinés à la même échelle.
Fig. 24. *H. singularis*. Fig. 25. *H. schaldybini*. Fig. 26. *H. scutigera*.
Fig. 27. *H. spinulosa*. Fig. 28. *H. stefanskii*.

Hôtes intermédiaires: Coléoptères — *Geotrupes stercorosus* (Scriba), *Silpha obscura* L., *Tachinus pallipes* Gravh. (Bibliographie: 47, 78).

Le strobila de *Hymenolepis diaphana* est très nettement divisé en plusieurs tronçons réunissant en groupes de 15 à 40 les anneaux parvenus à un même degré de développement. Un strobila adulte montre: la zone de croissance en arrière du scolex; un court tronçon où la segmentation est déjà visible mais les organes encore indifférenciés; des anneaux presque adultes; des proglottis avec l'utérus

jeune; la portion gravide du strobila (fig. 31 A-E). Les exemplaires ovigères mesurent 2,3-3 mm de long sur 110-160 μ; cependant, nous possédons des exemplaires immatures de grande taille mesurant 8,5 mm sur 400 μ.

Comme l'avait déjà observé Cholodkowsky (19), le scolex possède un très petit rostre rudimentaire, non protractile, complètement enfermé dans les tissus (pl. I). Il est logique de supposer que ce Cestode a perdu secondairement ses

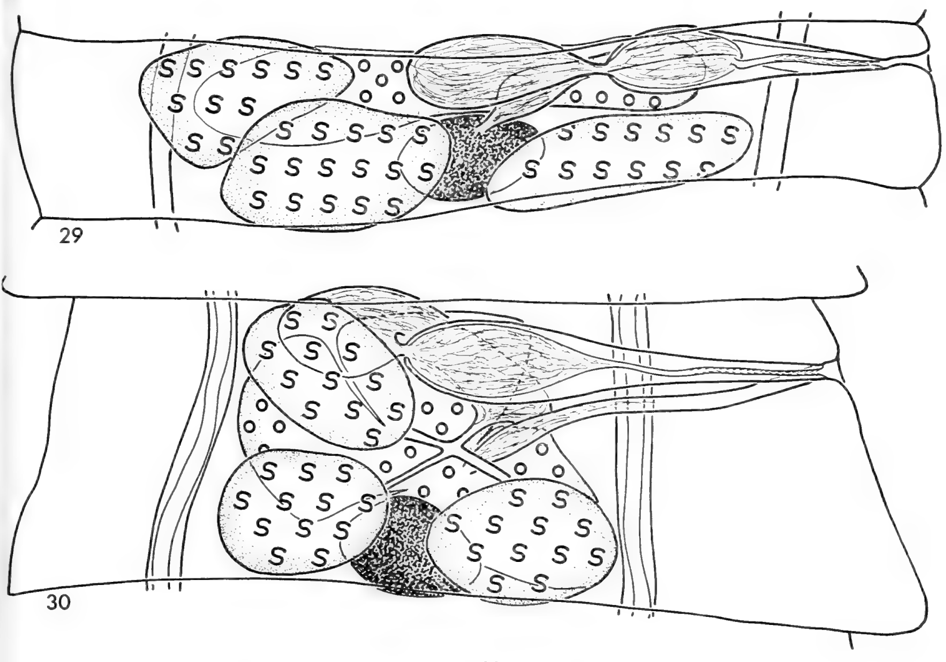


Fig. 29.
Anatomie de *Hymenolepis tripartita* (Zarnowski, 1955).
Fig. 30.
Anatomie de *Hymenolepis diaphana* Cholodkowsky, 1906.
Les deux figures sont dessinées à la même échelle.

crochets au cours de son évolution. Le scolex a 114-197 μ de diamètre et 91-201 μ de long. Les quatre ventouses, souvent très allongées, à parois minces, ont 64-164/38-96 μ. Comme on peut le constater, les dimensions relevées sur le scolex varient dans de très fortes proportions selon l'état de contraction des individus. Ce sont les Vers fixés en place dans la muqueuse intestinale de l'hôte qui ont les plus grandes dimensions, car leurs ventouses sont largement étalées entre les villosités.

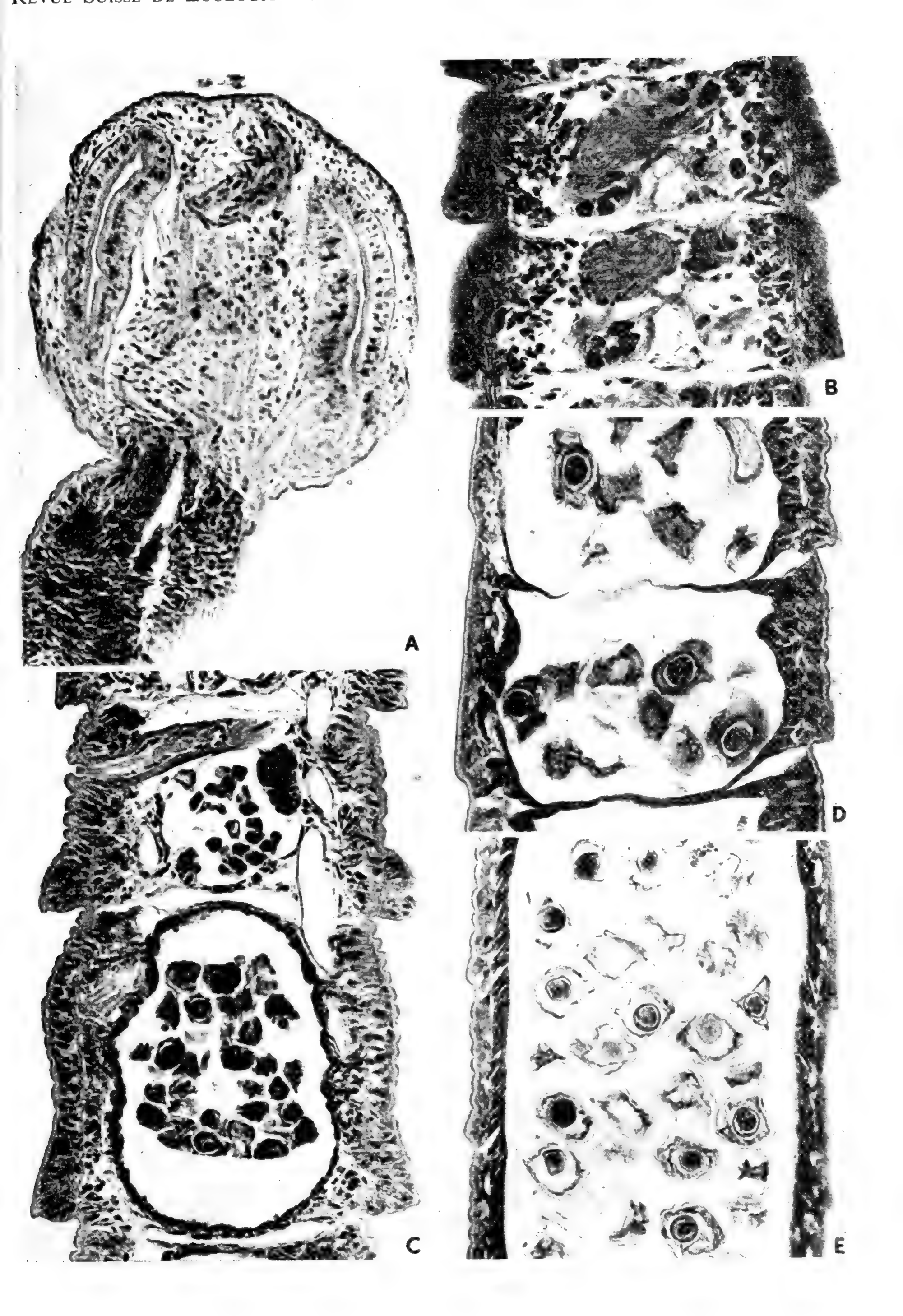
L'anatomie a déjà été décrite par de nombreux auteurs mais de façon souvent contradictoire. Selon Cholodkowsky (19), cette espèce possède trois testicules disposés en triangle, deux poraux et un aporal. Kisielewska (48) dessine une disposition identique mais écrit « three testes (one poral, two aporal) ». D'autre

part, SOLTYS (93) ne constate que deux testicules et crée le genre *Ditestolepis*. RYBICKA (86) confirme l'observation de SOLTYS (93). Les autres auteurs que nous avons consultés observent trois testicules disposés en triangle, un poral et deux aporaux. C'est aussi la disposition que nous avons toujours trouvée aussi bien sur les préparations totales que sur les coupes (fig. 30, pl. I). La poche du cirre mesure 49-80 μ de long et 10-17 μ de diamètre. Elle contient une vésicule séminale interne bien développée. La vésicule séminale externe est très grande et repliée à la face dorsale de la poche du cirre. Elle occupe à peu près l'emplacement du deuxième testicule poral des illustrations de CHOLODKOWSKY (19) et KISIELEWSKA (48). L'ovaire est nettement trilobé dans notre matériel, mais d'autres auteurs le dessinent entier (KISIELEWSKA, 48). La glande vitellogène, entière, se trouve au milieu du proglottis, très près du bord postérieur. Le vagin est suivi d'un réceptacle séminal peu important. L'utérus de *Hymenolepis diaphana* se développe d'une manière très particulière. Il a tout d'abord l'aspect d'un fer à cheval (fig. 31 C) et rappelle ainsi celui de *Hymenolepis scutigera*. Il devient cependant rapidement sacciforme et tend à remplir tout l'anneau gravide, alors que les autres organes dégénèrent rapidement, même la poche du cirre. En même temps, la musculature de l'anneau forme une enveloppe épaisse doublant la paroi de l'utérus à l'extérieur de celui-ci. Puis les parois intersegmentaires se résorbent et disparaissent (pl. I). Enfin, les œufs de 2 à 18 anneaux se trouvent réunis dans une enveloppe musculaire commune (pl. I, fig. 31 A-E). Ce développement très particulier a aussi été observé par KISIELEWSKA (48) qui remarque que finalement, l'amas d'œufs est libéré dans l'intestin de l'hôte par rupture des tissus du Ver, ce que nous n'avons pas pu confirmer. ZARNOWSKI (110) écrit que le segment ovigère se détache du strobila et poursuit son développement dans l'intestin de l'hôte. Nous avons pu constater ce phénomène uniquement lorsque les Cestodes, provenant de Musaraignes mortes dans les pièges, étaient macérés et fixés dans de mauvaises conditions. Les œufs sont de grande taille, avec une enveloppe externe très fragile; ils mesurent 39-57/32-46 μ. Les oncosphères sont comparablement beaucoup plus petites, 16-25/10-17 μ; leurs crochets ont 6-7 μ.

Spasskylepis ovaluteri Schaldybin, 1964 nous paraît très proche de *Hymenolepis diaphana :* les mensurations données par l'auteur russe et les dessins illustrant son travail ne permettent pas de séparer les deux espèces. Il ne les compare d'ailleurs pas entre elles car il range *Hymenolepis diaphana* dans le genre *Dites-*

Hymenolepis diaphana Cholodkowsky, 1906.

A: coupe du scolex montrant le petit rostre rudimentaire et non fonctionnel. B: coupe frontale de deux proglottis adultes montrant les trois testicules, les canaux efférents et la vésicule séminale externe. C-E: évolution de l'utérus et résorption des parois intersegmentaires.


A
B
C
D
E

tolepis Soltys, 1952, qui est fondé, comme nous l'avons déjà fait remarquer, sur une description incorrecte de *Hymenolepis diaphana*.

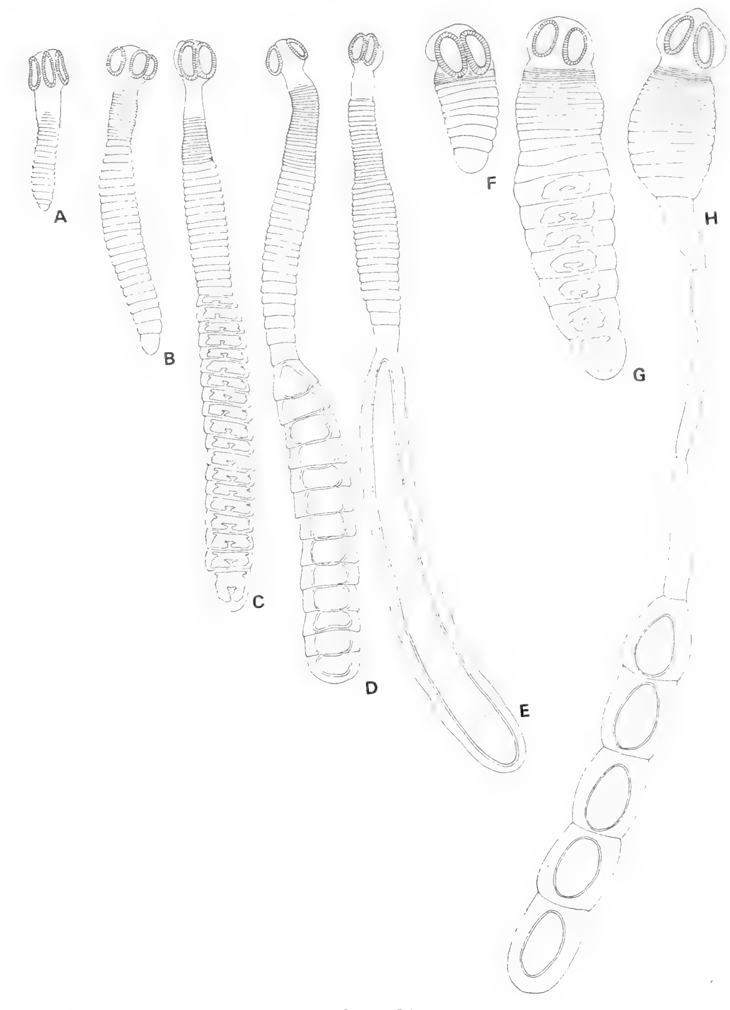


Fig. 31.
Développement de l'utérus et morphologie de *Hymenolepis diaphana* Cholodkowsky, 1906 (A-E) et de *Hymenolepis tripartita* (Zarnowski, 1955) (F-H).

Hymenolepis tripartita (Zarnowski, 1955)

Synonyme: *Soricina tripartita* Zarnowski, 1955.
Hôte intermédiaire: inconnu.

Comme chez *Hymenolepis diaphana* Cholodkowsky, 1906, le strobila de ce Cestode est formé de groupes d'anneaux dont le développement est à peu près

identique. En arrière de la zone de croissance, on remarque un premier groupe d'anneaux déjà segmentés mais sans organe différencié. Il y a ensuite des anneaux adultes, des anneaux avec l'utérus jeune et le segment gravide du strobila. Les différents groupes sont formés d'un petit nombre d'anneaux (8-12). Les proglottis gravides sont souvent séparés du reste du strobila par quelques anneaux stériles très allongés qui ne contiennent pas trace d'organes (fig. 31 F-H).

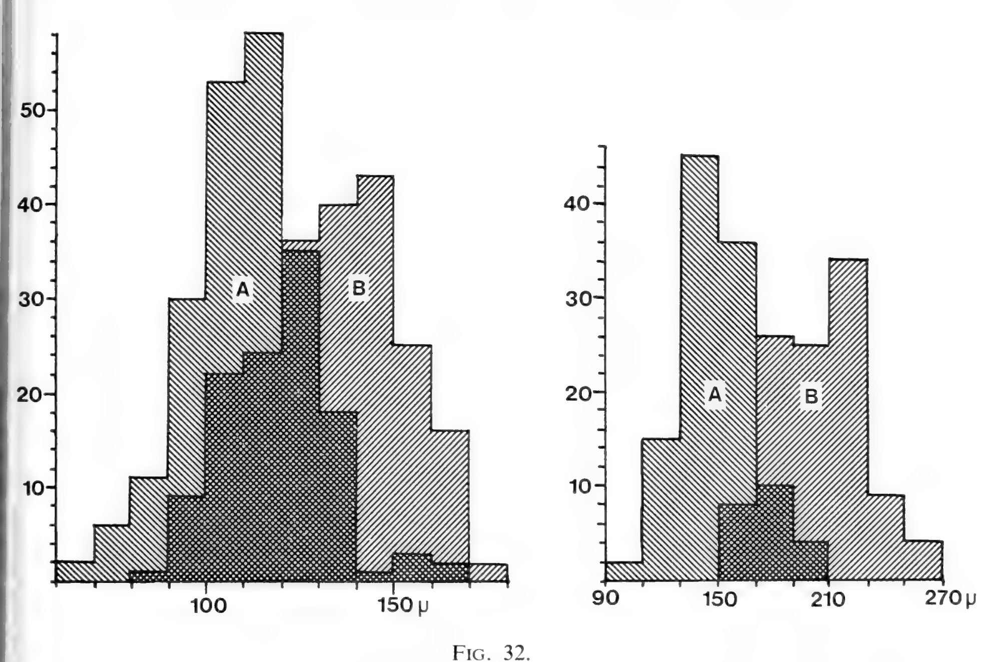


Fig. 32.
A — *Hymenolepis diaphana* Cholodkowsky, 1906. B — *H. tripartita* (Zarnowski, 1955).
A gauche, longueur des ventouses, à droite, diamètre du scolex.
Autres explications dans le texte.

Cette espèce frappe par son aspect très ramassé, surtout les exemplaires immatures (fig. 31 F). Le scolex, de grande taille, a 160-260 µ de diamètre et 114-219 µ de long. Les ventouses ovalaires mesurent 84-178/41-91 µ. Un petit rostre rudimentaire, non protractile, est bien visible. Les testicules sont disposés en triangle, deux étant aporaux et le troisième poral. La poche du cirre, longue de 54-62 µ, a 13-17 µ de diamètre; elle contient un cirre assez volumineux et armé d'épines, de 8-10 µ de diamètre lorsqu'il est évaginé. La vésicule séminale interne est bien développée de même que l'externe. L'ovaire est bilobé, situé dans la moitié antérieure de l'anneau, tandis que la glande vitellogène, entière, se trouve au milieu du proglottis, en arrière de l'ovaire. Le réceptacle séminal est peu important et s'observe à proximité du vitellogène (fig. 29). L'utérus a d'abord l'aspect d'un fer à cheval ou d'un anneau irrégulier (fig. 31 G) puis il devient

sacciforme. Les anneaux gravides sont ovalaires et se détachent un par un de l'extrémité du strobila. Nous n'avons jamais remarqué que les utérus puissent se réunir comme chez *Hymenolepis diaphana*. Comme nous avons trouvé à plusieurs reprises ces anneaux gravides isolés dans le contenu intestinal, nous admettons qu'ils achèvent leur développement séparés du strobila, d'autant plus que nous n'avons jamais rencontré d'œufs absolument mûrs avec une enveloppe externe colorée. Les plus âgés que nous avons mesurés ont les dimensions suivantes:

TABLEAU 8

	ZARNOWSKI, 1955	RYBICA, 1959	KISIELEWSKA, 1961	PRÉSENT TRAVAIL
Longueur max.	0,615-1,782 mm	2,63 mm		5,2 mm
Largeur max.	165-209 µ			250-300 µ
Scolex	187-267 µ	210 µ	145-185/ 87-91 µ	160-260/ 114-219 µ
Ventouses	170-210/ 63-96 µ	160-210 µ	150-190/ 95-106 µ	84-178/ 41-91 µ
Poche du cirre	73-98 µ	78-100 µ	68-94 µ	54-62/ 13-17 µ
Œufs	—	—	—	34-45/ 24-34 µ

34-45/24-34 µ. Les oncosphères mesurent 15-21/11-16 µ et sont pourvues de crochets de 8-10 µ.

DISCUSSION

Hymenolepis tripartita ressemble beaucoup à *Hymenolepis diaphana* Cholodkowsky, 1906. Mais, comme le montre la figure 32, le diamètre du scolex et la longueur des ventouses sont plus grands chez *Hymenolepis tripartita*. Si les histogrammes présentés chevauchent largement, la différence des moyennes n'en est pas moins très significative du point de vue statistique. Une autre différence importante réside dans le nombre d'anneaux formant les différents tronçons du strobila (15-40 chez *H. diaphana* et 8-12 chez *H. tripartita*). Enfin, la forme de l'ovaire et le développement de l'utérus distinguent nettement ces deux espèces. Remarquons cependant que RYBICKA (86) écrit que les utérus de plusieurs anneaux peuvent se réunir. Mais cet auteur dessine, d'ailleurs très schématiquement, des proglottis avec les utérus séparés.

Comme *Hymenolepis tripartita* ne semble pas fréquemment récolté chez les Musaraignes, nous résumons dans le tableau 8 les descriptions connues jusqu'à aujourd'hui, d'autant plus que l'on remarque quelques différences entre notre matériel et celui des auteurs polonais concernant la taille des ventouses et la longueur de la poche du cirre.

Hymenolepis infirma (Zarnowski, 1955)

Synonymes: *Insectivorolepis infirma* Zarnowski, 1955.
Ditestolepis secunda Schaldybin, 1964.

Hôte intermédiaire: inconnu.

Cette petite espèce semble peu fréquente et très localisée puisqu'elle n'a été signalée que deux fois depuis la description originale. (Schaldybin, 90, Vaucher et Hunkeler, 104).

Les individus gravides ne dépassent pas 1,3 mm de long et 140 µ de large. Le scolex est dépourvu de rostre (fig. 33); il mesure 96-114 µ de diamètre et 73-96 µ de long. Les ventouses ont 45-54/34-45 µ. Les trois testicules sont disposés en triangle. La poche du cirre atteint environ le milieu du proglottis et mesure 35-41/7-11 µ. Le cirre est armé et le canal éjaculateur replié à l'intérieur de la poche du cirre. Les vésicules séminales ne présentent rien de particulier. L'ovaire lobé est très grand par rapport à la taille du segment adulte. Le vitellogène, entier, est situé dans le tiers aporal du proglottis et souvent caché en partie par les testicules aporaux. Le vagin se dilate en un gros réceptacle séminal (fig. 34). L'utérus, au début de sa croissance, a la forme d'un sac irrégulièrement lobé. A maturité, il remplit tout l'anneau gravide et contient au maximum 4 à 5 gros œufs mesurant 48-64/30-39 µ. Les oncosphères sont très petites, 13-18/10-13 µ et sont munies de crochets mesurant 6-7 µ.

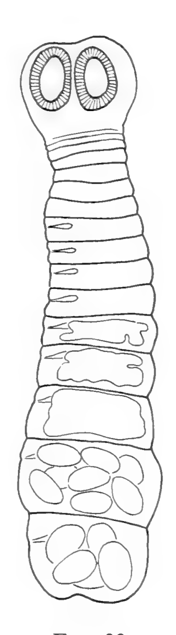


Fig. 33.
Un individu de *Hymenolepis infirma* (Zarnowski, 1955) vu à un faible grossissement.

Discussion

Par son aspect extérieur, ce Cestode ressemble à *Hymenolepis prolifer* (Villot, 1880). Il s'en distingue cependant pas son scolex inerme et ses anneaux moins nombreux et plus longs, dont l'anatomie est visible sur les préparations totales. La larve de cet helminthe n'a pas encore été découverte; il est cependant logique de supposer qu'il s'agit d'une larve bourgeonnante comme chez *Hymeno-*

lepis prolifer, puisque *Hymenolepis infirma* se rencontre également en grand nombre dans l'intestin de l'hôte.

Ditestolepis secunda Schaldybin, 1964 est sans doute synonyme de *Hymenolepis infirma* (Zarnowski, 1955): scolex inerme, strobila de 393-459 μ, ventouses

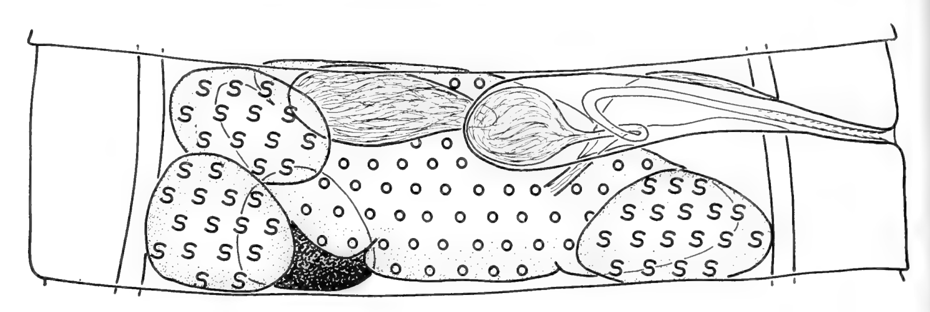


FIG. 34.
Anatomie de *Hymenolepis infirma* (Zarnowski, 1955).

de 84/66 μ, poche du cirre mesurant 54 μ. L'auteur range ce Cestode dans le genre *Ditestolepis* Soltys, 1952 parce qu'il n'a observé que deux testicules. Il est très probable que, comme dans le cas de *Hymenolepis diaphana*, ce Ver possède bien trois testicules.

Comme peu de données ont été publiées jusqu'ici sur *Hymenolepis infirma*, nous résumons nos observations et celles de la description originale dans le tableau 9.

TABLEAU 9

	ZARNOWSKI (1955)	PRÉSENT TRAVAIL
Longueur max.	308-605 μ	1,3 mm
Largeur max.	93-175 μ	140 μ
Scolex	105-162 μ	96-114/73-96 μ
Ventouses	75-107/50-77,5 μ	45-54/34-45 μ
Poche du cirre	40,2-74,8 μ	35-41/7-11 μ
Œufs	49-55/28-36 μ	48-64/30-39 μ
Oncosphères	18-20/13-18 μ	13-19/10-13 μ
Crochets des oncosphères	—	6-7 μ

Hymenolepis globosoides (Soltys, 1954)

Synonyme: *Dicranotaenia globosoides* Soltys, 1954.
Hôtes intermédiaires: Crustacés ? [1]

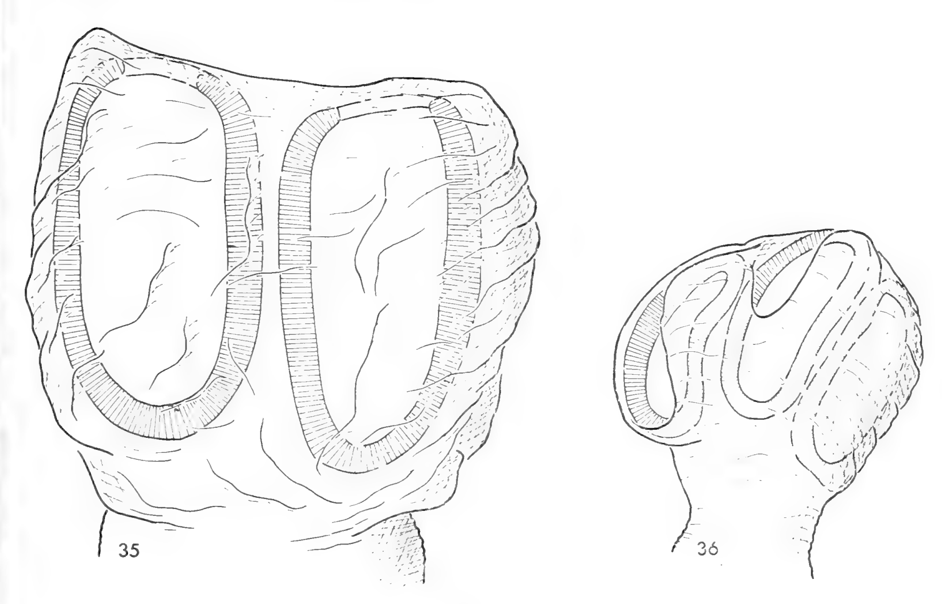


Fig. 35.
Scolex de *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954).

Fig. 36.
A la même échelle, scolex de *H. fodientis* n. sp.

Selon leur état de contraction, nos exemplaires ont des dimensions fort variables: fixés en bonne extension, ils ont environ 40 mm de long et 800 μ de large. Mais des exemplaires gravides contractés n'ont que 12 mm de long et 1,4 mm de large. Le scolex du Ver est énorme, 460-685 μ de diamètre et 410-690 μ

[1] Prokopic et Groschaft (81) signalent la larve de ce Cestode chez *Gammarus pulex* L. en Tchécoslovaquie, de même que celle de *H. globosa* Baer, 1931. Dans ce travail, le cysticercoïde de *H. globosoides* est assez sommairement décrit et le diamètre du scolex n'est pas indiqué, bien qu'il soit parfaitement mesurable dans ce type de larve. Nous ne comprenons guère comment ces auteurs peuvent séparer, sur la base des dimensions indiquées, la larve de *H. globosa* de celle de *H. globosoides*. Nous pensons par conséquent que les données de Prokopic et Groschaft (81) devraient être vérifiées expérimentalement en laboratoire par l'infestation de Musaraignes par des larves parasitant les Gammares. Il nous paraît également vraisemblable que les larves trouvées par ces auteurs appartiennent, du moins en partie, à *Hymenolepis fodientis* n. sp., parasite de Musaraignes aquatiques.

Prokopic et Mauer (82) signalent également une larve de Cestode inerme qu'ils rapportent à *H. globosoides*, chez « *Cetyon haemorrhoides* ». Nous n'avons pas pu trouver mention d'un Invertébré de ce nom et nous demandons s'il ne s'agit pas en fait de *Cercyon haemorrhoides* Fabr., Coléoptère Hydrophylide.

de long. Ces dimensions, relevées sur des préparations totales, sont sans doute encore inférieures à la réalité, car le scolex est très globuleux et ses tissus se contractent fortement lors du montage en préparations microscopiques (fig. 35, pl. II). Les ventouses, de grande taille également (353-434/133-219 μ) s'ouvrent dans la partie antérieure du scolex et sont profondément enfoncées dans les tissus de ce dernier. Des coupes de l'intestin passant par des scolex en place nous ont montré que les villosités sont enfoncées jusqu'à la base dans la cavité de la ventouse (pl. II); d'autre part, celle-ci est pourvue de replis qui contribuent à

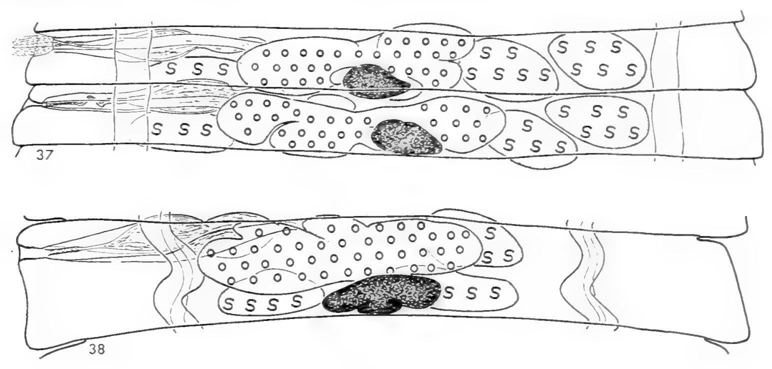


Fig. 37.
Anneau adulte de *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954).

Fig. 38.
A la même échelle, anneau adulte de *H. fodientis* n. sp.

fixer efficacement le parasite. Les testicules sont disposés en une rangée transversale (fig. 36); cependant, comme les deux testicules aporaux chevauchent parfois légèrement, il n'est pas impossible que les glandes mâles puissent être disposées en triangle dans des anneaux fortement étirés. Les anneaux fixés en bonne extension sont toujours beaucoup plus larges que longs (8-10 fois). La poche du cirre, très caractéristique, mesure 125-183 μ de long et 12-25 μ de diamètre. Le cirre, armé de longues épines, est très long puisqu'il mesure environ 110 μ (fig. 37 et 73). Il a 18-20 μ de diamètre lorsqu'il est évaginé. L'ovaire lobé est situé au milieu du segment, entre le testicule poral et les aporaux. Comme chez beaucoup d'autres espèces, la glande vitellogène est lobée; ce caractère est particulièrement bien visible dans les anneaux adultes. L'utérus est d'abord en forme de tube transversal lobé; il remplit tout l'anneau gravide. Les œufs ont environ 58/36 μ. Les oncosphères mesurent 20-28/13-17 μ et leurs crochets 11-12 μ.

Discussion

Des Cestodes correspondant à cette description n'ont été récoltés, au cours de nos piégeages, que chez *Sorex araneus*. Chez *Neomys fodiens*, nous avons

trouvé un *Hymenolepis* à première vue très semblable, mais qui s'en éloigne par plusieurs caractères justifiant la création d'une espèce nouvelle: *Hymenolepis fodientis* n. sp. (voir page 68).

La description originale de Soltys (94) contient quelques imprécisions. Par exemple, cet auteur indique que le cirre mesure 90 μ de long et la poche du cirre 83 μ seulement. Ne s'agit-il pas en fait de 183 μ, longueur qui concorde exactement avec la plus grande dimension relevée dans notre matériel ? (voir tableau 16). Soltys (94) ne compare pas les exemplaires qu'il a récoltés chez des *Sorex* avec ceux parasitant des *Neomys* et ne semble pas désigner d'hôte-type dans son texte. Cependant, le tableau de la page 386 (Soltys, 94) indique *Sorex minutus* comme hôte principal, omet *Neomys fodiens* et ajoute *Crocidura russula* dont il n'a pas été question auparavant. Les figures illustrant le texte original représente des exemplaires récoltés chez *Sorex minutus.* Nous considérons donc cette Musaraigne comme hôte-type puisque nos exemplaires récoltés chez des *Sorex* correspondent aux illustrations et mensurations de Soltys (94), contrairement à nos spécimens parasitant des *Neomys.*

Nous comparons *Hymenolepis globosoides* avec *H. fodientis* n. sp. dans le chapitre consacré à cette nouvelle espèce.

C. Parasites de Musaraignes du genre *Crocidura*, scolex toujours armé

Hymenolepis scalaris (Dujardin, 1845)

Synonymes: *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925 *sensu* Vaucher & Hunkeler, 1967.
Hymenolepis scalaris (Dujardin, 1845) *nec* Baer, 1932; Vaucher & Hunkeler, 1967; Wahl, 1967; Baylis, 1928 ?; Stammer, 1955 ?; Lewis, 1967 ?.

Hôtes intermédiaires: probablement Diplopodes — *Glomeris marginata* Villers (Bibliographie: 38, 42).

Dans la discussion consacrée à *Hymenolepis schaldybini* (Spassky, 1947), nous avons déjà expliqué que Dujardin (25) donnait à la Musaraigne musette le nom de « *Sorex araneus* » *sensu* Schreber ou Bechstein au lieu du nom actuel *Crocidura russula* (Hermann). Nous insistons encore sur le fait que *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845) est un parasite spécifique des Musaraignes à dents blanches et qu'on le trouve souvent associé aux autres Cestodes habituels des *Crocidura (H. tiara, pistillum, Pseudhymenolepis redonica).*

Les Vers adultes fixés en bonne extension mesurent environ 30 mm de long et 1 mm de large. Le scolex a 197-256 μ de diamètre et 123-255 μ de long. Le rostre a les dimensions suivantes: 52-61 μ de diamètre sur 55-86 μ. Il porte une

couronne de 12-14 crochets très typiques, dont la garde est largement aplatie et le manche atténué à l'extrémité en une pointe obtuse (fig. 44). Ces crochets mesurent 26-28 μ. Les ventouses, presque circulaires, ont 59-82/52-79 μ. Les trois testicules sont disposés en triangle, deux aporaux et un poral. La poche du cirre contient, dans les anneaux adultes, une volumineuse vésicule séminale interne. Elle mesure 75-105/18-31 μ. Le cirre est inerme. La vésicule séminale externe est énorme dans les anneaux adultes; elle devient alors deux fois plus longue que la poche du cirre (fig. 40). L'ovaire est fondamentalement trilobé; on observe parfois des lobes supplémentaires plus réduits. La glande vitellogène, située au milieu du segment, près du bord postérieur, montre aussi un ou deux lobes irréguliers. Le vagin se dilate en un très volumineux réceptacle séminal qui subsiste longtemps dans les anneaux gravides (fig. 40). L'utérus est tout d'abord très fortement lobé. Dans les anneaux gravides, il paraît sacciforme et contient un grand nombre d'œufs allongés mesurant 46-57/30-43 μ. Les oncosphères ont 25-31/17-22 μ et leurs crochets 16-17 μ.

Discussion

Le tableau 10 résume les données les plus importantes relatives à *Hymenolepis scalaris*. Si la longueur des crochets indiquée par DUJARDIN (25) est un peu plus forte que celle que nous avons trouvée, les autres dimensions concordent bien avec nos mensurations. Les crochets sont difficiles à mesurer s'ils n'ont pas été préparés spécialement et la figure publiée par le parasitologiste de Rennes semblent avoir été dessinée à partir d'une préparation totale. La deuxième description de *Hymenolepis scalaris*, par VON LINSTOW (61), mérite quelques remarques: le schéma de l'anatomie illustrant le travail en question montre trois testicules en lignes, dans la moitié antérieure du segment alors que l'ovaire et le vitellogène se trouvent dans la moitié postérieure. Cela ne correspond à aucun type anatomique d'*Hymenolepis* d'Insectivores. Cependant, VON LINSTOW (61) dessine un réceptacle séminal très long, ce que nous avons également signalé plus haut. Le nombre et la taille des crochets indiqués par l'auteur allemand correspondent exactement à nos observations. Nous accordons par conséquent plus d'importance à ces critères qu'au schéma anatomique illustrant la publication de VON LINSTOW (61).

En 1925, Baer (2) décrit *Hymenolepis dodecacantha*, parasite d'une Musaraigne indéterminée du Congo. Il considère l'espèce comme nouvelle en fondant principalement sa discussion sur la disposition des organes génitaux. En fait, la description de DUJARDIN (25) parle « du testicule claviforme, situé transversalement, au milieu des articles ». Cela signifie donc que DUJARDIN (25) prenait pour un testicule le réceptacle séminal ou la vésicule séminale externe. La description originale de *Hymenolepis scalaris* ne permet donc pas de savoir si les testicules étaient disposés en ligne ou en triangle dans le matériel étudié par DUJARDIN (25). Après avoir soigneusement revu le matériel original de *Hymenolepis dodecacantha*

(fig. 39 et 43), nous pouvons préciser que cette espèce ne diffère de *Hymenolepis scalaris* que par la taille un peu supérieure des crochets et par quelques détails anatomiques. (taille relative des vésicules séminales et du réceptacle séminal). *Hymenolepis dodecacantha* a été signalé d'Egypte chez *Crocidura olivieri* (12-

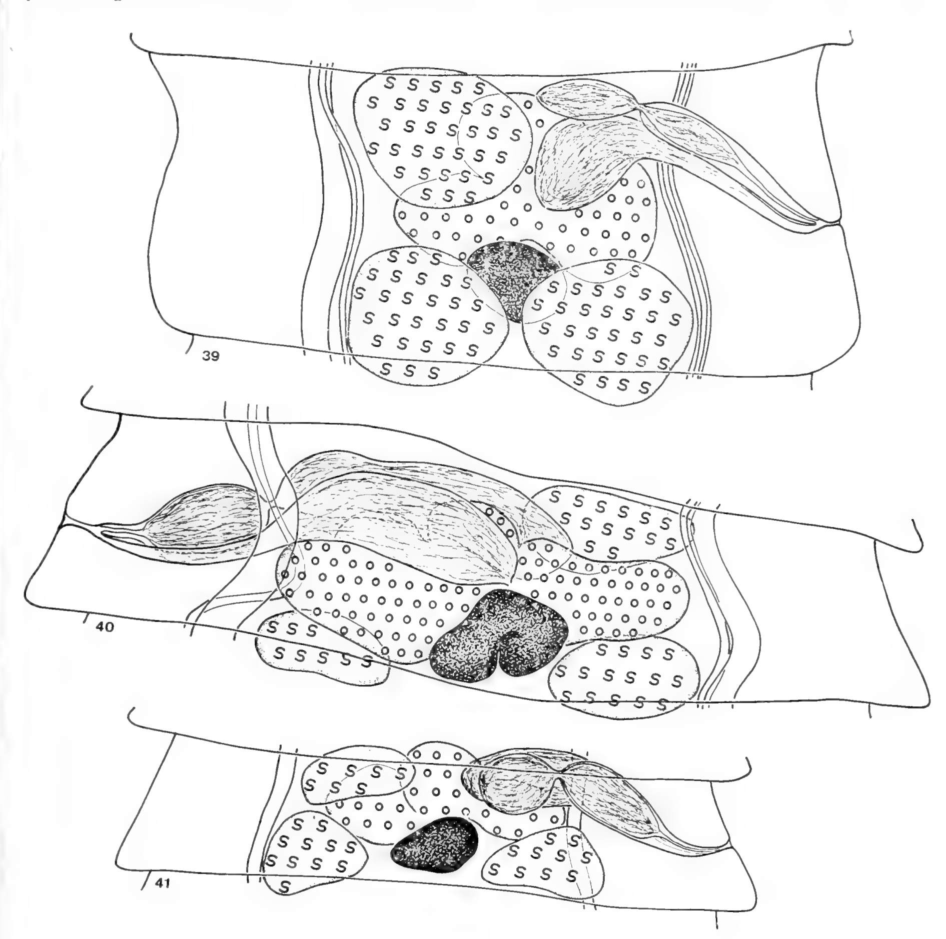


FIG. 39-41.

Fig. 39: Dessinés à la même échelle, anneaux adultes de: FIG. 39: *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925 (matériel-type); FIG. 40: *H. scalaris* (Dujardin, 1845); FIG. 41: *H. brusatae* n. sp.

14 crochets de 29-32 μ) et du Congo chez *Crocidura occidentalis kivu* et *Crocidura* sp. (11-14 crochets de 31-35 μ) par BAER (7). BAER & FAIN (8) ont identifié l'espèce au Ruanda-Urundi (10-11 crochets de 32-34μ) et BAER (6) signale la présence de ce même Cestode en Côte-d'Ivoire (12-16 crochets de 31-34 μ). Nous avons revu tout le matériel étudié par BAER (2, 6, 7) et dans quelques cas, nous avons effectué de nouvelles préparations de crochets. Ces observations nous ont convaincu que

tous les Cestodes décrits de Musaraignes du genre *Crocidura* et possédant 11-16 crochets d'environ 30 μ appartiennent à des taxa très voisins. Nous nous abstiendrons cependant de proposer ici une nouvelle classification de ces Cestodes car nos connaissances sont actuellement trop fragmentaires pour que l'on puisse faire une révision durable. D'autre part, notre ami PIERRE HUNKELER, directeur du Centre suisse de recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire, étudie actuellement les parasites des Micromammifères éburnéens. Son travail, fondé sur un matériel très abondant, permettra sans doute d'apporter les précisions qui nous manquent actuellement et de déterminer si *Hymenolepis dodecacantha* est une bonne espèce ou si ce Cestode doit être considéré comme une variété de *Hymenolepis scalaris.*

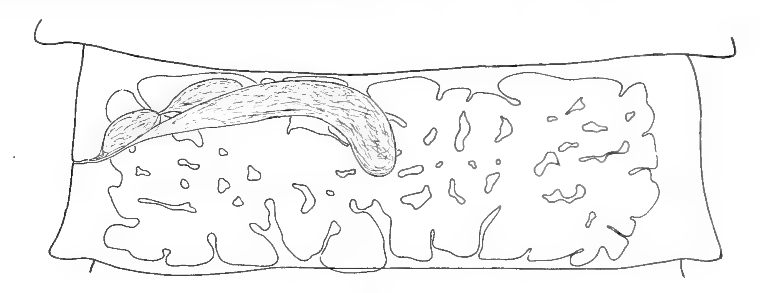


FIG. 42.
Utérus de *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845). Très fortement lobé, l'utérus semble réticulé en coupe optique.

A ce groupe de Cestodes se rattachent indubitablement les deux espèces décrites par HILMY (30), à savoir *Hymenolepis fülleborni* et *H. loossi* (tableau 10). Comme le remarquait déjà HÜBSCHER (31), ces deux espèces, parasites de *Crocidura* sp. au Libéria, sont probablement identiques. En effet, l'une possède 10-11 crochets et l'autre 12 de forme et de taille presque semblables: « The shape of the hooks (de *H. loossi*) is similar to that of *H. fülleborni mihi*, ... They are, however, slightly more slender ». Il est difficile de savoir pourquoi HILMY (30) considérait ses deux espèces comme distinctes car il ne les compare pas dans sa discussion. Cependant, nous n'admettons qu'avec réserves la synonymie proposée par HÜBSCHER (31), qui réunit *Hymenolepis fülleborni* et *H. loossi* à *H. dodecacantha.* En effet, la taille des crochets des deux espèces de HILMY (30) est identique à celle de *Hymenolepis scalaris* et par conséquent inférieure à celle de *H. dodecacantha.* Il serait cependant indispensable de pouvoir à nouveau étudier en détail l'anatomie de *Hymenolepis fülleborni* et *loossi* pour savoir si on peut les considérer comme synonymes de *H. scalaris.* En effet, nous avons déjà vu, à propos de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862), que deux Cestodes peuvent avoir des crochets presque identiques mais une anatomie absolument différente.

Cependant, les Cestodes décrits sous le nom de *Hymenolepis fülleborni* par KOBULEJ & VERSENYI (52) et parasitant *Crocidura leucodon* en Hongrie doivent

	Dujardin (1845) *H. scalaris*	von Linstow (1904) *H. scalaris*	Présent travail *H. scalaris*	Présent travail *H. dodecacantha* ?	Baer (1925) *H. dodecacantha*	Hilmy (1936) *H. fülleborni*	Hilmy (1936) *H. loossi*	Présent travail *H. brusatae*
Scolex	260-280 µ	480 µ	197-256/123-255 µ	192-206/ 151-178 µ	380/280 µ	213 µ	180 µ	178-183/ 110-137 µ
Rostre	—	—	52-61/55-86 µ	64-68/79-100 µ	75/105 µ	51/74 µ	53 µ	45-52/ 50-95 µ
Ventouses	—	91 µ	59-82/52-79 µ	66-91/54-70 µ	90-105/ 83-94 µ	74-90 µ	76 µ	50-61/ 45-57 µ
Nombre de crochets	12	13	12-14	12-14	12	10-11	12	12-13
Taille des crochets	33 µ	26 µ	26-28 µ	36-40 µ	36-37 µ	29 µ	25 µ	19-20 µ
Poche du cirre	—	—	77-105/18-31 µ	—	124-136/ 14-18 µ	—	—	73-106/ 29-38 µ
Œufs	68-74/ 40 µ	70/39 µ	46-57/30-43 µ	—	70/50 µ	—	33/25 µ	45-50/ 29-34 µ
Oncosphères	31 µ	38/23 µ	25-33/17-25 µ	—	37/27 µ	—	21 µ	26-34/ 20-22 µ
Crochets des oncosphères	20 µ	—	16-17 µ	—	env. 17 µ	—	—	17-18 µ
Hôte	*Crocidura russula*	*Crocidura russula*	*Crocidura russula*	*Crocidura russula ichnusae ; C. russula*	Musaraigne indét.	*Crocidura* sp.	*Crocidura* sp.	*Crocidura suaveolens*
Localité	Rennes (France)	Allemagne	Moselle (France); Suisse romande	Sardaigne; France (Midi)	Congo	Libéria	Libéria	Suisse (Tessin)
Remarques				Exemplaires immatures	Matériel réexaminé			

être considérés comme synonymes de *H. scalaris*. MITUCH (67) cite *Hymenolepis scalaris* chez *Neomys fodiens* en Tchécoslovaquie, dans la proportion très faible, il est vrai, de 0,21%. Sa description correspond bien à celle de l'espèce de DUJARDIN (25). Le même auteur cite également *Hymenolepis loossi* et *H. fülleborni* chez la même Musaraigne mais n'indique pas comment il distingue ces Cestodes entre eux. PROKOPIC (73) signale *Hymenolepis loossi* chez *Crocidura leucodon* et *sua veolens* en Tchécoslovaquie; ces Cestodes possèdent 12-14 crochets de 20-25 µ; ils sont par conséquent intermédiaires entre *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845; et *H. brusatae* n. sp.

Enfin, nous avons trouvé chez *Crocidura russula ichnusae* (D[r] A. MEYLAN *leg.*) et *Crocidura russula* (Prof. J.-M. DOBY *leg.*) de nombreux Cestodes, malheureusement tous immatures, possédant 12-14 crochets de 36-40µ (fig. 48). Par leur taille, ces crochets se rapprochent évidemment de ceux de *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925. Comme l'anatomie n'a pas pu être étudiée, il n'est pas possible de les attribuer avec certitude à *H. dodecacantha*. Il est intéressant de constater que ce matériel provient de Sardaigne et du Midi de la France où il semble remplacer la forme typique de *Hymenolepis scalaris*.

La larve de ce Cestode n'est pas connue de manière certaine. Il semble que le *Staphylocystis biliarius* Villot, 1877 pourrait être la larve de *Hymenolepis scalaris* (JOYEUX & BAER, 37) mais aucune recherche expérimentale n'a encore pu confirmer cette opinion. Récemment, JUBERTHIE-JUPEAU & TABACARU (42) retrouvent cette forme larvaire, avec des crochets de 38-41 µ. Par ce critère, ce cysticercoïde se rapproche plus des Cestodes que nous rapprochons de *Hymenolepis dodecacantha* (Sardaigne, Midi de la France) que de *Hymenolepis scalaris*.

Hymenolepis brusatae n. sp.

Synonymes: *Hymenolepis jacobsoni* (von Linstow, 1907) *sensu* Prokopic, 1957; Sosnina, 1961; Mituch, 1964 ?.

Hôte intermédiaire: inconnu.

Cette nouvelle espèce a été trouvée dans quatre *Crocidura suaveolens* piégées par notre ami le D[r] A. MEYLAN, Nyon, aux environs de Brusata et Gudo (Tessin).

Les exemplaires gravides mesurent 38 mm de long et 800 µ de large. Le scolex a 178-183 µ de diamètre et 110-137 µ de long. Le rostre (45-52 µ de diamètre et 50-95 µ de long) porte une couronne de 12-13 crochets de forme identique à ceux de *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845), mais de taille nettement inférieure puisqu'ils mesurent 19-20 µ de long seulement. La lame du crochet dépasse la garde aplatie (fig. 45). Les ventouses ont 50-61/45-57 µ; elles sont donc presque circulaires. Les trois testicules sont disposés en triangle, deux aporaux et un poral. La poche du cirre mesure 73-106/29-38 µ. Elle contient une grosse vésicule

séminale interne et un cirre inerme. La vésicule séminale externe est bien développée de même que le réceptacle séminal, qui atteint presque le milieu du proglottis adulte. L'ovaire, situé au centre du segment dans la partie antérieure, est trilobé. En arrière de cet organe se trouve la glande vitellogène, entière ou à peine lobée (fig. 41). L'utérus, d'abord nettement lobé, remplit tout le segment gravide.

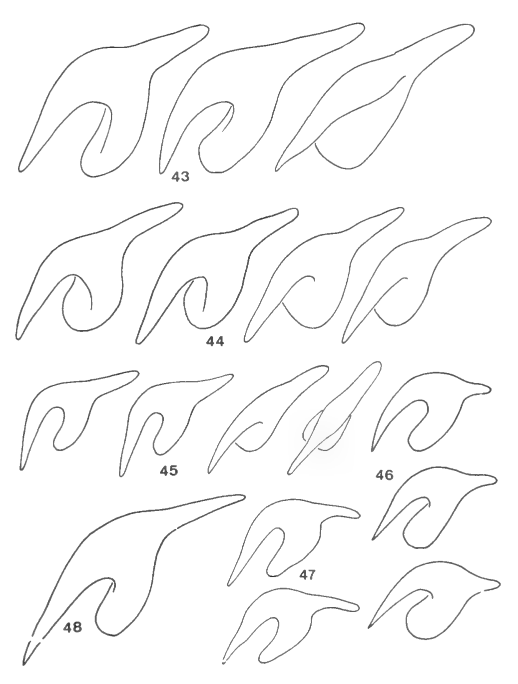


Fig. 43-48.

Dessinés à la même échelle, crochets de:
Fig. 43: *Hymenolepis dodecacantha* Baer, 1925, matériel-type; Fig. 44: *H. scalaris* (Dujardin, 1845); Fig. 45: *H. brusatae*, n. sp.; Fig. 46: *H. jacobsoni* (von Linstow, 1907); Fig. 47: *H. uncinata* (Stieda, 1862); Fig. 48: *H. dodecacantha* Baer 1925 ?, orig., matériel de Sardaigne.

Les œufs sont nombreux et mesurent 45-50/29-34 μ. Les oncosphères ont 26-34/20-22 μ et sont pourvues de six crochets mesurant 17-18 μ.

Discussion

Cette espèce nouvelle présente de grandes analogies avec *Hymenolepis scalaris* (Dujardin, 1845) et les espèces proches (tableau 10) dont le statut devra être précisé par la suite (*H. dodecacantha* Baer, 1925, *H. fülleborni* Hilmy, 1936, *H. loossi* Hilmy, 1936). De toutes ces espèces, *Hymenolepis brusatae* n. sp. se distingue par la taille des crochets, 19-20 μ (*H. scalaris :* 26-28 μ, *H. dodecacantha :* plus de 29 μ, *H. fülleborni :* 29 μ, *H. loossi*, 25 μ). La taille des proglottis est toujours inférieure à celle des anneaux de *Hymenolepis scalaris* et *dodecacantha*,

comme le montre les figures 39-41. De *Hymenolepis jacobsoni* (von Linstow, 1907), *Hymenolepis brusatae* diffère par la forme de ses crochets; nous avons pu revoir les spécimens de *Hymenolepis jacobsoni* étudiés par Hübscher (31) de même que les types de *H. minutissima* Meggitt, 1927, que Hübscher considère à juste titre comme synonyme de *H. jacobsoni.* Les figures 43-46 permettent de comparer les crochets, dessinés par projection à la même échelle, de *Hymenolepis scalaris, dodecacantha, jacobsoni* et *brusatae.*

Ce Cestode nouveau a déjà été trouvé chez des Musaraignes du genre *Crocidura* mais confondu avec *Hymenolepis jacobsoni.* Ainsi, Prokopic (73) et Sosnina (95) dessinent des crochets dont la forme et la taille concordent avec notre description, mais pas avec celle de *Hymenolepis jacobsoni.* Ces auteurs n'ont sans doute pas eu connaissance du travail de Hübscher (31) qui redécrit cette espèce. Comme nous l'avons déjà signalé dans le chapitre consacré à *Hymenolepis scalaris,* la description de *H. loossi* Prokopic, 1957 *nec* Hilmy, 1936 concerne des Cestodes intermédiaires entre *H. scalaris* et *H. brusatae.* Il serait souhaitable que ce matériel puisse être redécrit en détail sur la base d'une abondante collection. De toute manière, nous n'avons jamais trouvé chez des *Crocidura* de Suisse ou de France des individus intermédiaires entre les deux espèces en question. Pour cette raison, la création d'une espèce nouvelle, parasite des *Crocidura* du Tessin, nous paraît justifiée.

Hymenolepis tiara (Dujardin, 1845)

Synonymes: *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) *sensu* Sosnina, 1961 ?; Johri, 1934 ?
Hôte intermédiaire: inconnu.

Comme le remarquait déjà Dujardin (25), ce Cestode possède des anneaux extrêmement courts et larges. Les Vers gravides ne dépassent pas 6 mm de long mais atteignent 500 µ de large. Le scolex, qui mesure 132-210 µ de diamètre et 88-146 µ de long, n'est séparé du strobila que par une constriction à peine marquée. Le rostre a 55-68 µ de diamètre et 30-45 µ de long. Il porte une couronne de 28-36 crochets de forme très typique (fig. 49) et mesurant 17-23 µ. Nous possédons des exemplaires atypiques possédant 24 crochets (la couronne ne montrait pas d'emplacements vides de crochets) et 53 crochets. Comme l'anatomie de ces deux exemplaires est identique à celle des individus typiques, nous ne pensons pas qu'il est nécessaire de créer des variétés particulières pour ce matériel. Les ventouses sont légèrement ovalaires et mesurent 48-73/41-61 µ. L'anatomie est du type fréquemment rencontré chez les *Hymenolepis* de *Crocidura :* les trois testicules sont disposés en triangle, deux aporaux et un poral. La poche du cirre, qui mesure 58-70/16-20 µ, contient une vésicule séminale interne globuleuse et un cirre inerme. La vésicule séminale externe et le réceptacle séminal ne présentent rien de

particulier. L'ovaire est trilobé ou quadrilobé, situé au centre de l'anneau adulte. La glande vitellogène est entière et de forme ovalaire (fig. 51). L'utérus est peu ou pas lobé dans les anneaux gravides jeunes et remplit tout le proglottis à maturité. Les œufs ont 45-60/31-35 μ, les oncosphères 24-26/14-18 μ et leurs crochets 11-12 μ.

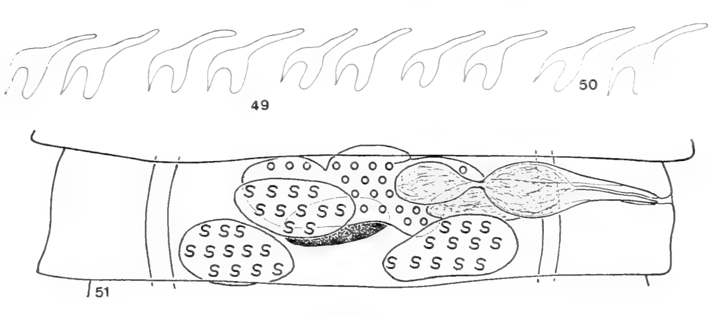


FIG. 49.
Crochets de *Hymenolepis tiara* (Dujardin, 1845) de 4 individus de diverses provenances européennes.

FIG. 50.
A la même échelle, *H. tiara*, matériel africain étudié par Baer (7).

FIG. 51.
Anatomie de *H. tiara* (matériel européen).

DISCUSSION

Comme le montre le tableau 11, nos observations concordent presque parfaitement avec la description originale de DUJARDIN (25). Les dimensions indiquées par cet auteur concernant les œufs sont cependant un peu plus fortes. Nous avons mesuré les œufs dans des préparations colorées et montées, alors que les anciens auteurs effectuaient volontiers leurs observations sur le vivant. Cela peut expliquer la différence constatée.

Nous n'avons trouvé ce Cestode que chez des *Crocidura*. Cependant, BAER (3) le signale chez *Sorex araneus* à Champéry (Valais), POJMANSKA (70) chez *Neomys fodiens* et MITUCH (67) chez la Musaraigne aquatique également. Comme les crochets de *Hymenolepis tiara* sont extrêmement caractéristiques, il n'est guère possible de les confondre avec ceux d'une autre espèce. Il se pourrait donc que la spécificité parasitaire de ce Ver soit moins stricte que celle des autres *Hymenolepis* d'Insectivores. Remarquons cependant que POJMANSKA (70) n'a pu étudier que des exemplaires en mauvais état (« damaged specimens ») et que MITUCH (67) n'indique ni le nombre, ni la taille des crochets du matériel qu'il a examiné. BAER (7) a décrit ce Cestode du Congo où il parasite *Crocidura monax littoralis* (Heller), *C. occidentalis kivu* Osgood, *C. o. sururae* (Heller) et *C. turba tarella*

Dollman. Comme cet auteur le remarque, les exemplaires africains sont extrêmement semblables à ceux trouvés en Europe (fig. 49, 50). BAER (7) se demande si on devrait créer des sous-espèces différentes pour le matériel européen et pour le matériel africain. Nos observations montrent que cela ne se justifie pas pour l'instant, car les dimensions des crochets relevées dans notre matériel sont comprises dans les mêmes limites que celles de *Hymenolepis tiara* d'origine africaine étudiés par BAER (7) au Congo et par HILMY (30) au Libéria (tableau 11). Signalons également que les dimensions des œufs indiquées par BAER (7), à savoir 30 μ, sont trop faibles. Nous avons revu le matériel en question et mesuré, sur des

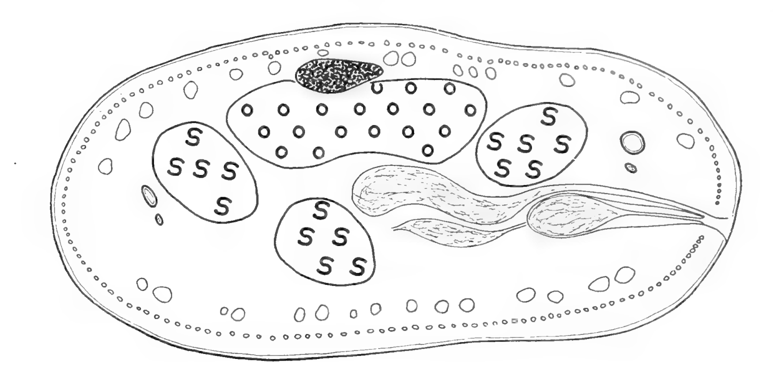


FIG. 52.
Coupe transversale d'un anneau adulte de *Hymenoplepis tiara* montrant la position anormale du testicule poral qui est situé ici à la face ventrale.

exemplaires gravides, des œufs de 47-56/35-41 μ avec des oncosphères de 17-21/13-17 μ et des crochets embryonnaires de 11-12 μ.

Nous avons déjà fait remarquer que les Cestodes décrits par SOSNINA (95) sous le nom de *Hymenolepis furcata* n'appartiennent certainement pas à l'espèce de STIEDA (101). Il est probable qu'il s'agit en fait de *Hymenolepis tiara* puisque cet auteur dessine des crochets du type « *tiara* » et indique 24 crochets de 23-26 μ. Les Cestodes cités par JOHRI (33) sous le nom de *Hymenolepis furcata* sont peut-être aussi des *Hymenolepis tiara* (36 crochets de 16-18 μ). Malheureusement, aucune illustration n'accompagne la description de JOHRI (33).

Enfin, il nous paraît peu probable que les Vers attribués par ARZAMASOV *et al* (1) à *Hymenolepis tiara* appartiennent véritablement à cette espèce. Ces exemplaires ont 27-52 mm de long alors que la bibliographie et nos observations indiquent une longueur toujours beaucoup plus faible (6 mm dans notre matériel). Il est évident que la longueur totale des individus n'est pas un caractère absolu pour l'identification des Cestodes, mais la différence que nous signalons est tout de même importante! D'autre part, les Cestodes décrits par ces auteurs russes

possèdent 40 crochets de 25-30 μ, donc nettement plus longs que ceux des *Hymenolepis tiara* que nous avons étudiés.

TABLEAU 11

	DUJARDIN (1845)	BAER (1959)	HILMY (1936)	PRÉSENT TRAVAIL
Scolex	160-230 μ	180-230 μ	200 μ	132-210/ 84-146 μ
Rostre	80 μ	62-82 μ	* 97 μ	55-68/30-45 μ
Ventouses	—	57-61 μ de ø ou 79-61 μ	70 μ	48-73/41-61 μ
Nombre de crochets	30-32	25-27	28-34	(24) 28-36 (53)
Taille des crochets	22 μ	18-23,5 μ	23 μ	17-23 μ
Poche du cirre	—	70-80/20-25 μ	—	58-70/16-20 μ
Œufs	70-80/41 μ	** 47-56/ 35-41 μ	(imm.)	45-60/31-35 μ
Oncosphères	31 μ	** 17-21/ 13-17 μ	(imm.)	24-26/14-18 μ
Crochets des oncosphères	12-14 μ	11-12 μ	(imm.)	11-12 μ
Hôte	*Crocidura russula*	*C. monax ; C. occidentalis C. turba*	*Crocidura* sp.	*Crocidura russula*
Répartition géographique	France (Rennes)	Congo	Libéria	Suisse romande

* en fait diamètre de la poche du rostre.
** matériel réexaminé, nouvelles mesures.

Hymenolepis uncinata (Stieda, 1862)

Synonymes: *Oligorchis uncinata* (Stieda, 1862) Yamaguti, 1959.
Hôtes intermédiaires: Coléoptères — *Silpha laevigata* F. (Bibliographie: 57).

Les plus grands exemplaires que nous possédons mesurent 4,5 mm de long sur 700 μ; ils sont cependant assez fortement contractés. Le scolex mesure 137-201 μ de diamètre et 123-190 μ de long. Le rostre, de petite taille, a 34-48/

34-57 µ. Il porte une couronne de 16-19 crochets longs de 18-21 µ (fig. 47). Ces crochets sont caractérisés par la faible longueur du manche. Les ventouses arrondies ou faiblement ovalaires mesurent 52-68 36-61 µ. Les testicules sont disposés en triangle, même dans les anneaux fortement contractés; deux sont aporaux et le troisième poral. La poche du cirre est relativement petite puisqu'elle ne mesure que 56-73 22-24 µ. L'ovaire est lobé, situé au centre du proglottis adulte; en arrière de cet organe se trouve la glande vitellogène. Le vagin forme

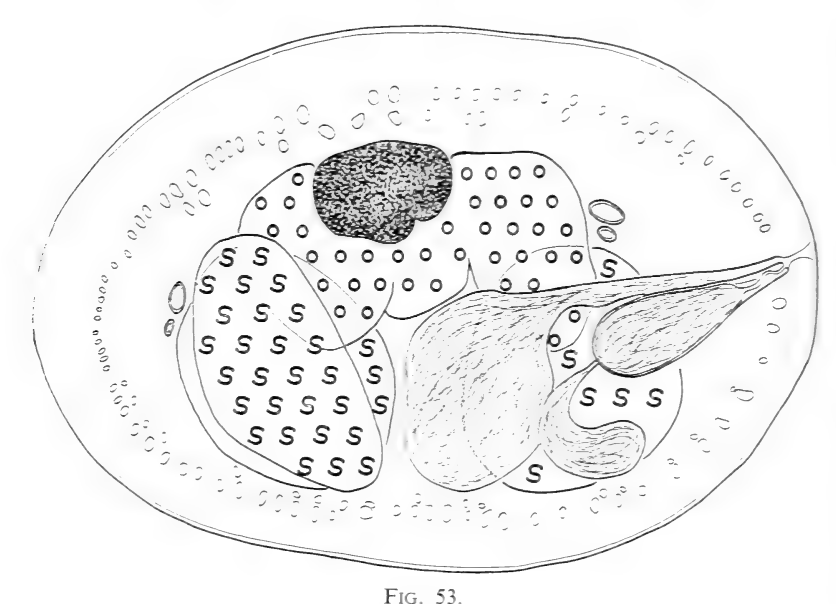


Fig. 53.
Hymenolepis uncinata (Stieda, 1862). Anatomie vue en coupe transversale.

un réceptacle séminal bien développé. Comme chez les autres *Hymenolepis*, les vésicules séminales sont présentes. Le cirre est inerme (fig. 53). L'utérus présente tout d'abord plusieurs lobes qui ne sont plus visibles dans les anneaux remplis d'œufs. Ces derniers mesurent 45-56 31-37 µ. Les oncosphères ont 25-29 19-22 µ et leurs crochets 16-17 µ.

Discussion

Nos observations concordent bien avec la description originale en ce qui concerne le nombre et la taille des crochets. D'autres caractères diffèrent cependant: Stieda (101) indique que les crochets embryonnaires mesurent 10,5 µ seulement, alors que nous trouvons toujours 16-17 µ. Il écrit d'autre part qu'il a identifié ce Ver chez « *Sorex araneus* » et décrit, dans le même travail, *Hymenolepis furcata* parasitant la même Musaraigne. Parmi tous les parasites rencontrés

jusqu'ici chez les Soricidae européens, un seul Cestode correspond, par le nombre et la taille de ses crochets, à *Hymenolepis uncinata*, mais il parasite les *Crocidura*. Il faut donc supposer que STIEDA (101) n'a pas identifié très attentivement les hôtes qu'il a étudiés et qu'il a eu affaire une fois à *Crocidura russula* (Herm.) où il a trouvé *Hymenolepis uncinata* et une autre fois à *Sorex araneus* L. où il a découvert *H. furcata*. VON LINSTOW (57) trouve la larve de ce Cestode chez *Silpha laevigata* F. et publie une illustration du crochet qui correspond très bien à nos

TABLEAU 12

	BLANCHARD (1891)	PRÉSENT TRAVAIL
Scolex	280 μ	137-201/123-190 μ
Rostre	—	34-48/34-57 μ
Ventouses	56 μ	52-68/36-61 μ
Nombre de crochets	18-22	16-19
Taille des crochets	17,5-20 μ	18-21 μ
Poche du cirre	—	56-73/22-24 μ
Œufs	56/45 μ	45-56/31-37 μ
Oncosphères	31,5-39/33 μ	25-29/19-22 μ
Crochets des oncosphères	(10,5) 16 μ	16-17 μ

dessins. BLANCHARD (14) place l'espèce dans le genre *Hymenolepis* et donne une description plus complète du parasite, dans laquelle il est indiqué que les hôtes définitifs sont des Musaraignes du genre *Crocidura*. *Hymenolepis uncinata* n'est ensuite plus signalé de manière certaine jusqu'au travail de JOYEUX et BAER (39). Les données de BLANCHARD (14) et les nôtres sont réunies dans le tableau 12.

Nous avons déjà signalé que le Cestode trouvé par BAER (3) chez un *Sorex araneus* est en fait un exemplaire de *Hymenolepis furcata*. Cette confusion est bien compréhensible du fait qu'à cette époque (1928), les deux espèces en question étaient encore fort mal connues. ZARNOWSKI (110) identifie comme *Hymenolepis furcata* des Cestodes récoltés chez *Crocidura leucodon* et *Sorex araneus* ; il distingue deux types, l'un correspondant à *Hymenolepis furcata* (chez *C. leucodon*) et l'autre à *H. uncinata* (chez *S. araneus*). Nous avons déjà émis l'hypothèse d'une interversion d'hôtes (voir page 14). D'autres cas probables de confusions d'hôtes ou d'identifications inexactes ont déjà été signalés dans le chapitre consacré à *Hymenolepis furcata*.

Hymenolepis pistillum (Dujardin, 1845)

Synonyme: *Hymenolepis pistillum* (Dujardin, 1845) *nec* Prokopic, 1956.
Hôtes intermédiaires: Diplopodes — *Glomeris limbata* Lutz, *G. conspersa* Koch (Bibliographie: 37, 38).

Ce parasite de la Musette a été fort bien redécrit par JOYEUX et BAER (38) sur la base d'un abondant matériel récolté aux environs de Genève. Nos observations confirment celles de ces auteurs et nous renvoyons le lecteur à ce travail détaillé. Le tableau 13 permet de comparer la description de JOYEUX et BAER (38) et les mensurations relevées sur notre matériel.

TABLEAU 13

	JOYEUX et BAER (1936 *b*)	PRÉSENT TRAVAIL
Scolex	136-168 μ	105-124/96-133 μ
Rostre	50-72 μ	41-53/28-39 μ
Ventouses	47-54 μ	35-47 μ
Nombre de crochets	14-22	17-22
Taille des crochets	11-14 μ	12-13 μ
Poche du cirre	57-58 μ	43-67/12-13 μ
Œufs	62/48 μ	54-64/36-45 μ
Oncosphères	32/21 μ	22-27/16-19 μ
Crochets des oncosphères	—	12-13 μ

DISCUSSION

Ce Cestode est fort peu cité dans la bibliographie, probablement parce que les Musaraignes étudiées du point de vue parasitologique sont principalement des *Sorex* et des *Neomys*. PROKOPIC (71) signale *Hymenolepis pistillum* chez *Sorex araneus* en Tchécoslovaquie. Les crochets dessinés par l'auteur tchèque sont fort différents de ceux de *Hymenolepis pistillum* et se rapprochent beaucoup plus de ceux de *H. stefanskii* Zarnowski, 1954. La longueur des crochets indiquée par PROKOPIC (71) est cependant nettement trop faible pour *Hymenolepis stefanskii*, mais trop forte pour *H. pistillum*. En tout cas, il ne nous paraît pas possible d'attribuer ce matériel à *Hymenolepis pistillum* sur la base de cette description.

L'indication de Baylis (11) est sans doute erronée puisqu'il n'y a pas de *Crocidura* en Angleterre.

Hymenolepis raillieti Joyeux & Baer, 1950

Hôte intermédiaire: inconnu.

Nous n'avons récolté qu'un seul individu immature de cette espèce chez une *Crocidura leucodon* piégée à Ludwigsburg près de Stuttgart. Ce spécimen, un peu

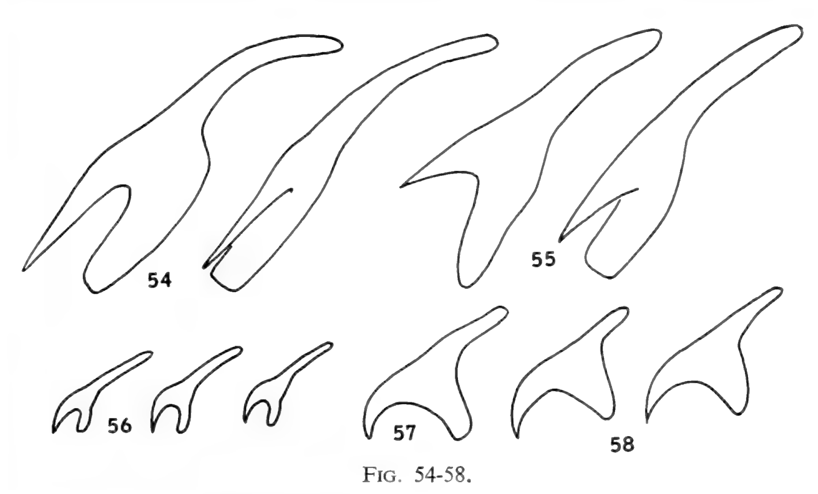


Fig. 54-58.
Dessinés à la même échelle, crochets de:
Fig. 54: *Hymenolepis raillieti* Joyeux et Baer, 1950, matériel Cl. Vaucher; Fig. 55: Idem matériel-type; Fig. 56: *H. pistillum* (Dujardin, 1845); Fig. 57: *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1935, de Sardaigne; Fig. 58: Idem, de Suisse.

macéré, avait déjà perdu la plupart de ses crochets. Notre matériel ne permet donc pas de préciser le nombre de crochets de cette espèce; la diagnose originale indique 88 crochets, chiffre inférieur à la réalité (Joyeux & Baer, 39, p. 51).

Nous résumons ci-dessous les données originales et nos observations.

	Joyeux et Baer (39)	Présent travail
Diamètre du scolex	500-700 μ	480 μ
Rostre: diamètre/longueur	450/200 μ	242/183 μ
Taille des crochets	32 μ	43-44 μ
Ventouses	100-110 μ	104-116/79-91 μ

Notre matériel a donc des dimensions générales nettement plus faibles que celles du matériel-type. Cependant, les crochets de notre exemplaire ont une lame plus longue que ceux du type (fig. 54, 55). Il serait très souhaitable de pouvoir

retrouver cet intéressant parasite en grand nombre afin de préciser les limites de variation de l'espèce.

Pseudhymenolepis redonica Joyeux & Baer, 1935

Synonyme: « *Proglottis* » des Musaraignes, DUJARDIN 1845.
Hôtes intermédiaires: Siphonaptères — *Ctenophthalmus arvernus* Jordan (Bibliographie: 83).

TABLEAU 14

	JOYEUX et BAER (1936 *b*)	PRÉSENT TRAVAIL
Scolex	112-130 μ	107-115/79-82 μ
Rostre	37-47/90 μ	30 μ
Ventouses	47-54 μ	34-43 μ
Nombre de crochets	14	14
Taille des crochets	21 μ	18-20 μ
Poche du cirre	58/11-14 μ	44-50/16-17 μ
Œufs (avec capsule)	35-41 μ	46-56/35-46 μ
Oncosphères	21-23 μ	19-24/13-18 μ
Crochets des oncosphères	—	11 et 15-16 μ

L'histoire de ce curieux Cestode a été résumée par JOYEUX & BAER (38); ce travail contient également la description détaillée de l'espèce. Nous y renvoyons donc le lecteur, car nos observations n'apportent pas d'éléments nouveaux dans la connaissance du parasite [1]. Nos mensurations et celles de JOYEUX & BAER (38) sont réunies dans le tableau 14. Rappelons que ce Cestode a été séparé des *Hymenolepis* parce que l'utérus se résout en capsules ovifères; cette particularité avait nécessité la création d'une sous-famille nouvelle *(Pseudhymenolepidinae)*.

La larve cysticercoïde a été trouvée récemment chez les Siphonaptères (QUENTIN & BEAUCOURNU, 83). On peut se demander, vu la fréquence de *Pseudhymenolepis redonica* chez les Crocidures, si ce ne sont pas surtout les jeunes Musaraignes qui s'infestent dans le nid en absorbant des larves de Puces parasitées. En effet, le taux d'infestation des Puces adultes étudiées par QUENTIN &

[1] Un petit détail a échappé à JOYEUX et BAER (38): les crochets médians de l'oncosphère sont nettement plus longs (15-16 μ) que les crochets latéraux (11 μ).

Beaucournu (83) est très faible: 1 *Ctenophthalmus* parasité sur 3148 Puces examinées. Il est cependant certain que les Musaraignes avalent les Puces adultes qui les incommodent: une préparation de la collection Joyeux & Baer renferme, à côté de nombreux anneaux de *Pseudhymenolepis redonica*, divers débris chitineux provenant sans aucun doute d'un Siphonaptère.

D. Parasites de Musaraignes du genre *Neomys*, a scolex armé

Hymenolepis integra (Hamann, 1891)

Synonymes: *Hymenolepis polyacantha* Baer, 1931.
Cysticercoid braidburni Lal, 1952.
Hôtes intermédiaires: Crustacés — *Gammarus pulex* L. (Bibliographie: 10, 40, 54, 81).

Nos plus grands exemplaires mesurent 20 mm de long et 110 μ de large. Le scolex a 225-263 μ de diamètre et 160-216 μ de long. Sa structure très particulière a déjà été étudiée en détail par Baer (5) et Baer & Joyeux (10). Rappelons que les ventouses (75-125/43-68 μ) sont situées à l'intérieur du scolex, au fond d'une dépression circulaire qui entoure le rostre. Ce dernier (95-106 μ de diamètre et 49-71 μ de haut) est déprimé en son centre (fig. 59); il porte une couronne de 54-66 crochets très typiques (fig. 69) mesurant 13-15 μ. Nous avons également trouvé des larves chez des Gammares. La taille des crochets des cysticercoïdes est identique à celle relevée chez les Vers adultes.

Les testicules sont disposés en triangle, un poral et deux aporaux. La poche du cirre mesure 60-72/13-18 μ. Elle contient un court cirre armé de longues épines très fines et une petite vésicule séminale interne. Les canaux déférents se jettent dans une petite vésicule séminale externe. Le réceptacle séminal, globuleux, est bien visible. L'ovaire est relativement petit (fig. 60, 61), ovalaire, et n'est jamais lobé. La glande vitellogène, arrondie, est située aporalement par rapport à l'ovaire. L'utérus est sacciforme et contient un petit nombre d'œufs de grande taille mesurant 53-65/40-54 μ. Dans les anneaux gravides, l'utérus forme une enveloppe chitinisée qui enferme tous les œufs dans une sorte de capsule. Les oncosphères ont 24-29/14-19 μ. Elles possèdent des crochets de 10-11 μ.

Discussion

Nos observations concordent bien avec les descriptions de Baer (4, 5), Baer & Joyeux (10) et Joyeux & Baer (40). Nous ne voyons rien de particulier à ajouter à ces descriptions.

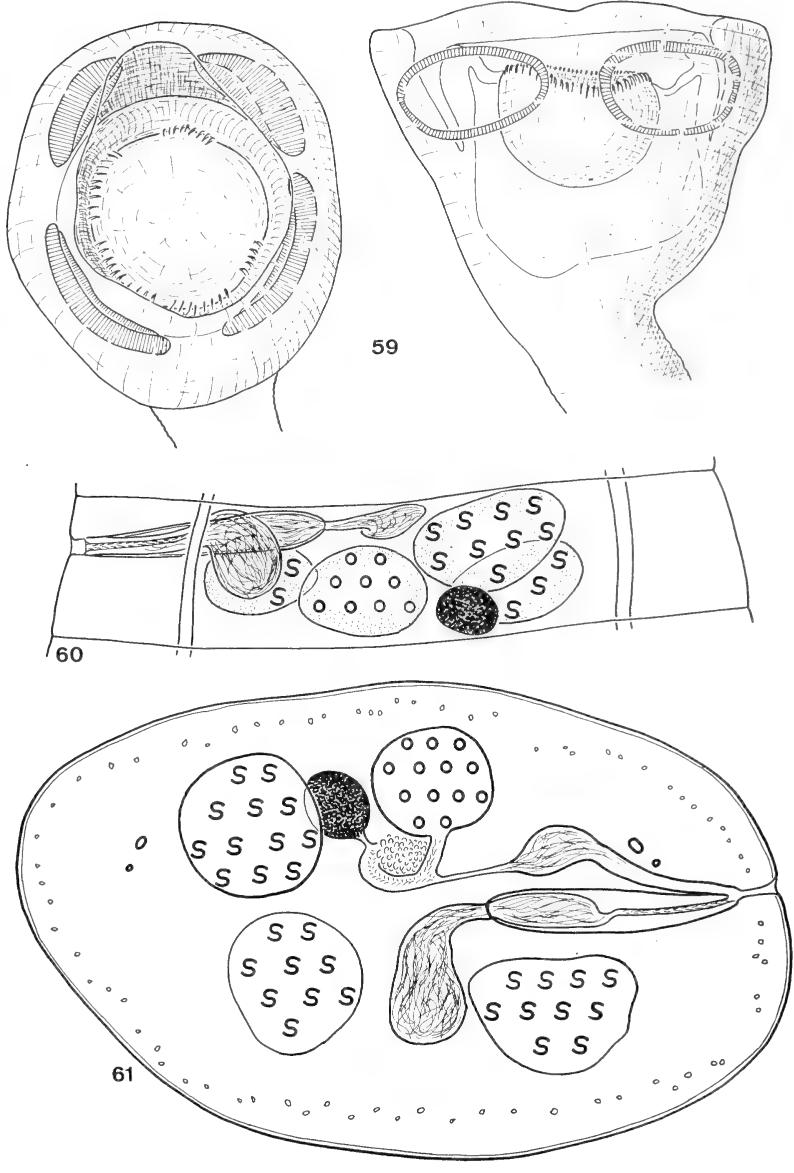


FIG. 59.
Deux scolex de *Hymenolepis integra* (Hamann, 1891). L'exemplaire vu de dessus a déjà perdu une partie de ses crochets.

FIG. 60.
Anatomie de *H. integra*.

FIG. 61.
Coupe transversale d'un anneau adulte de *H. integra*.
Remarquer la position ventrale de l'un des testicules aporaux.

Le cysticercoïde décrit par LAL (54) chez *Gammarus pulex* (55-59 crochets de 10 μ) est sans doute aussi la larve de *Hymenolepis integra*. Le nombre de crochets correspond aux observations des auteurs et aux nôtres. La taille inférieure des crochets mesurés par LAL (54) ne nous paraît pas un critère suffisant pour justifier

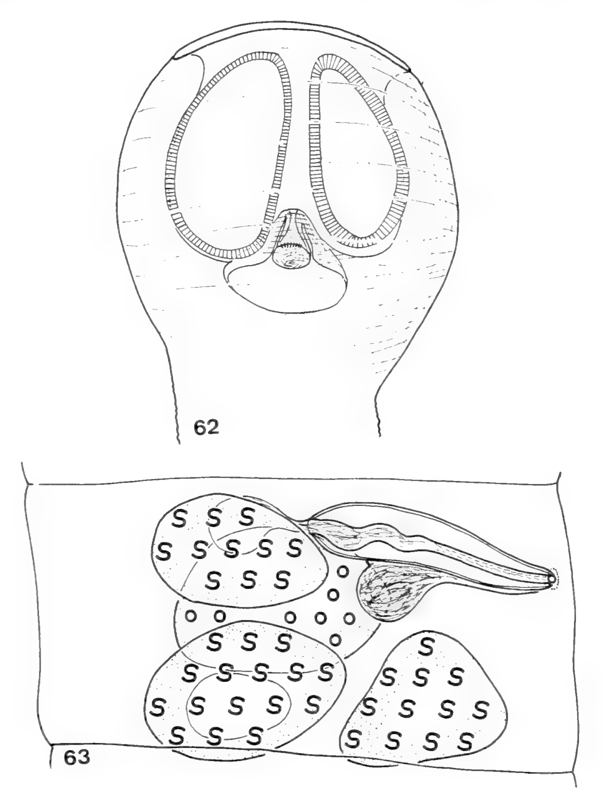


FIG. 62 ET 63.
Scolex et anatomie de *Hymenolepis omissa* Baer et Joyeux, 1943.

la création d'une espèce nouvelle (*C. braidburni*). En effet, il est possible que l'auteur avait affaire à des larves jeunes, encore non infestantes.

Hymenolepis omissa Baer & Joyeux, 1943

Synonymes: *Coronacanthus spasskii* Prokopic, 1957.
Hymenolepis anacetabulata Soltys, 1954.
Hôtes intermédiaires: Crustacés — *Gammarus pulex* L. (Bibliographie: 10, 40, 81).

Hymenolepis omissa se reconnait immédiatement à ses minuscules crochets de forme identique à ceux de *H. integra*.

Nos exemplaires gravides mesurent 6 mm de long et 130 μ de large. Le scolex a 200-235 μ de diamètre et 180-230 μ de long. Comme chez *Hymenolepis integra*, les ventouses sont situées à l'intérieur du scolex; elles mesurent 114-160/64-75 μ. Le rostre est très petit puisqu'il n'a que 23-27 μ de diamètre et 15-19 μ de long. Il porte une couronne de 23-28 crochets de 6-7 μ. Nous avons trouvé des crochets de même taille chez des larves parasitant *Gammarus pulex*. La morphologie très particulière du scolex est illustrée par la figure 62.

Les trois testicules sont disposés en triangle, deux aporaux et un poral. La poche du cirre mesure 43-52/14-18 μ. Le cirre est armé de longues et fines épines. La vésicule séminale interne est étroite, sinueuse et entourée, de même que le cirre, par de nombreuses cellules glandulaires. L'ovaire est entier, ovale, situé à peu près au centre du segment. La glande vitellogène se trouve en arrière de cet organe, souvent décalée du côté aporal du proglottis. Le vagin aboutit à un petit réceptacle séminal globuleux. L'utérus, qui se développe comme celui de *Hymenolepis integra*, contient à maturité un petit nombre d'œufs de grande taille mesurant 54-66/42-54 μ. Les oncosphères ont 21-25/14-18 μ. Elles possèdent six crochets de 8-9 μ.

Discussion

Notre description ne correspond pas exactement à celle de Baer & Joyeux (10). Ainsi, nous trouvons constamment des ventouses de grande taille (114-160/64-75 μ) alors que Baer & Joyeux (10) indiquent un diamètre de 37 μ seulement. Nous avons constaté que les ventouses de cette espèce sont même plus grandes que celles de *Hymenolepis integra* (Hamann, 1891). D'autre part, la longueur des crochets indiquée par ces auteurs (9 μ) doit être considérée comme un maximum; en effet, nous ne trouvons que 6-7 μ. La poche du cirre, dans notre matériel, ne mesure que 43-52 μ; elle est beaucoup plus grande selon les données de Baer & Joyeux (10): 96-100 μ. Rappelons cependant que nous avons mesuré cet organe dans les anneaux adultes et non dans les anneaux gravides. Les œufs, mesurés avant le montage en préparations totales, sont plus grands dans notre matériel (54-66 μ dans notre matériel, 28-30 selon Baer et Joyeux, 10).

Coronacanthus spasskii Prokopic, 1957 est sans aucun doute synonyme de *Hymenolepis omissa*. Les dimensions des œufs et des crochets indiquées par l'auteur tchèque sont plus faibles que celles que nous avons relevées. Cependant, nous n'hésitons pas à considérer cette espèce comme un synonyme de *Hymenolepis omissa* puisque Prokopic & Groschaft (81) sont également de cet avis.

Nous pensons que *Hymenolepis anacetabulata* Soltys, 1954 doit aussi être identique à *H. omissa*. L'auteur fonde sa nouvelle espèce sur le fait qu'il n'a pas observé de ventouses. Le résumé anglais de ce travail indique que la description ne concerne que deux exemplaires qui avaient déjà perdu la plupart de leurs crochets; ce matériel devait donc être mal conservé. Nous avons remarqué que,

dans le matériel macéré de *Hymenolepis omissa*, le scolex se déforme considérablement et que les ventouses deviennent difficiles à localiser. Il nous semble par conséquent peu judicieux de conserver l'espèce de Soltys (94) et proposons de la considérer comme synonyme de *Hymenolepis omissa*, à moins que des recherches ultérieures ne prouvent qu'il existe réellement un Cestode proche de cette espèce mais véritablement dépourvu de ventouses [1].

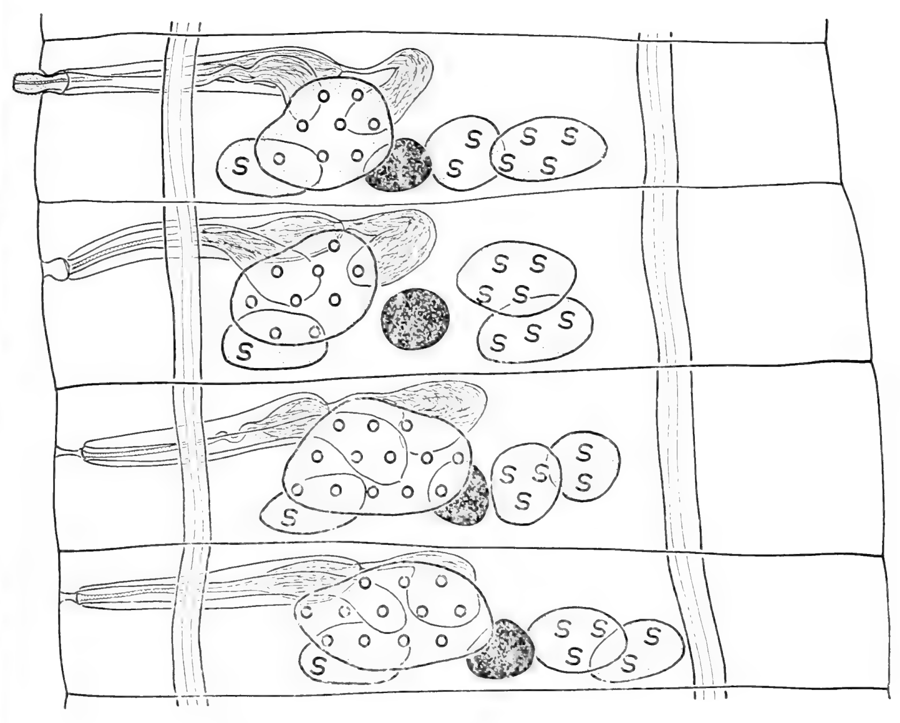


Fig. 64.
Quatre anneaux adultes de *Hymenolepis hamanni* (Mrazek, 1891) pour montrer la disposition variable des testicules aporaux.

Hymenolepis hamanni (Mrazek, 1891)

Synonyme: *Hymenolepis neomidis* Baer, 1931.
Hôtes intermédiaires: Crustacés — *Gammarus pulex* L. (Bibliographie: 10, 40).

Les Vers adultes mesurent 18 mm de long et 230 μ de large. Le scolex a 208-298 μ de diamètre et 265-365 μ de long. Les quatre ventouses ont les dimen-

[1] De même, la validité du genre *Acotylepis* Yamaguti, 1959, créé spécialement pour *H. anacetabulata*, nous semble très douteuse.

sions suivantes: 77-118/59-91 μ. Le rostre mesure 49-56/50-61 μ. Il porte 16-17 crochets (fig. 67) de 23-26 μ de long. Les crochets sont très typiques puisqu'ils possèdent un long manche et une garde bifide. Les trois testicules sont disposés tantôt en triangle, tantôt en ligne ou occupent une position intermédiaire. Cette particularité s'observe quel que soit le degré de contraction du strobila. La figure 64 représente quatre proglottis fixés dans de bonnes conditions. La poche du cirre mesure 65-110/16-22 μ. Elle contient une petite vésicule séminale interne, un long canal éjaculateur et un court cirre armé de petites épines. La vésicule séminale externe est repliée en arrière de la poche du cirre (fig. 64). La vagin se dilate en un réceptacle séminal bien visible, quoique de petite taille. L'ovaire est situé dans la moitié porale du segment, disposition peu fréquente dans le genre *Hymenolepis*. La glande vitellogène, aporale par rapport à l'ovaire, se trouve au milieu du proglottis. L'utérus est sacciforme et ne contient à maturité qu'un petit nombre d'œufs mesurant 40-56/35-45 μ. Les oncosphères ont 17-21/13-16 μ. Leurs crochets mesurent 11 μ. Joyeux & Baer (40) ont déjà signalé la curieuse évolution de l'utérus de cette espèce, qui forme une enveloppe entourant les œufs et expulsée avec ceux-ci par rupture du segment gravide. Nous avons également trouvé ces « sacs utérins » dans le contenu intestinal des Musaraignes.

Discussion

Nos observations concordent de manière satisfaisante avec les descriptions détaillées de Baer (4, 5), Baer & Joyeux (10) et Joyeux & Baer (40) et nous n'avons pas de remarques particulières à ajouter aux travaux concernant ce Cestode.

Hymenolepis bifurca (Hamann, 1891)

Synonymes: *Hymenolepis tridontophora* Soltys, 1954.
Vampirolepis sumavensis Prokopic, 1957 ?
Hôtes intermédiaires: Crustacés — *Gammarus pulex* L. (Bibliographie: 10, 81).

Les plus grands exemplaires que nous avons rencontrés mesurent 15 mm de long et 350 μ de large. Le scolex a 335-432 μ de diamètre et 420-550 μ de long. Le rostre, de grande taille (107-124/114-124 μ) porte 10 grands crochets à garde bifide mesurant 61-65 μ (fig. 67). Dans les cysticercoides, nous avons mesuré des crochets de longueur identique, 60-65 μ. Les ventouses ovalaires ont 174-210 μ de long et 125-200 μ de large. La segmentation du strobila est très peu apparente et les anneaux sont très courts et serrés. Les trois testicules sont généralement placés au même niveau, un poral et deux aporaux. Mais on trouve parfois des proglottis adultes avec des testicules disposés en triangle. Sur des coupes transversales, on remarque que la section du Ver est presque circulaire et que le testicule

le plus aporal est souvent décalé vers la face ventrale du proglottis, comme chez *Hymenolepis integra*. La poche du cirre mesure 60-90/12-15 μ. Le cirre porte un revêtement épineux peu visible et les vésicules séminales sont de taille réduite. L'ovaire, entier, à contour ovalaire, occupe le milieu de la face ventrale du segment. Entre les testicules et cet organe se trouve la petite glande vitellogène, entière elle aussi. Le vagin se dilate en un réceptacle séminal peu important. L'utérus est sacciforme dès le début de sa formation; son développement est identique à celui de *Hymenolepis integra*, *omissa* et *hamanni*. Les œufs sont très difficiles à mesurer puisqu'ils sont enfermés dans l'enveloppe chitinisée de l'utérus. Ils ont environ 68/40 μ. Les oncosphères mesurent 25-30/17-21 μ et les crochets embryonnaires 11-12 μ.

Discussion

Hymenolepis tridontophora Soltys, 1954 est sans doute synonyme de *H. bifurca* (Hamann, 1891). Le nombre, la forme et la taille des crochets concordent tout à fait avec la description de Baer et Joyeux (10) et avec nos observations. L'anatomie est identique à celle que nous avons constatée. Il est plus difficile de se prononcer quant au statut de *Vampirolepis sumavensis* Prokopic, 1957. Cet auteur fonde sa nouvelle espèce sur le fait que les crochets n'auraient pas la garde bifurquée; ils sont d'autre part plus grands et mesurent 70-80 μ. L'anatomie correspond à celle de *Hymenolepis bifurca*. Peut-être s'agit-il d'une anomalie de cette dernière espèce. Dans leur travail de 1961, Prokopic et Groschaft (81) écrivent que la larve décrite par Baer et Joyeux (10) est en réalité celle de *Vampirolepis sumavensis*. Si le dessin de crochet incriminé ne montre pas de garde bifurquée, c'est qu'il représente un crochet vu exactement de profil; il est bien précisé dans le texte que la garde est bifide à l'extrémité. Par conséquent, la larve trouvé par Baer et Joyeux (10) est bien le *Cysticercus bifurcus* Hamann, 1891.

Hymenolepis magnirostellata Baer, 1931

Synonyme: *Vampirolepis heleni* Schaldybin, 1964.
Hôtes intermédiaires: Crustacés — *Gammarus pulex* L. (Bibliographie: 82).

Nous n'avons récolté qu'un petit nombre d'exemplaires de ce Cestode qui semble peu fréquent et très localisé en Suisse, de même qu'en Pologne, où seul Soltys (94) l'a trouvé. Il est cependant répandu en Tchécoslovaquie (Prokopic 71, 74, 76, 77; Mituch, 67) et dans les Pyrénées-Orientales (Euzet et Jourdane, 77).

La description suivante est fondée sur l'examen de quatre exemplaires. Le scolex mesure environ 190 μ de diamètre. Le rostre a environ 80/60 μ. Il porte une couronne de 32-37 crochets de 27-33 μ (fig. 68). Les ventouses mesurent 79-91/64-68 μ. Les testicules sont diposés en une ligne transversale et occupent

toute la moitié dorsale du proglottis (fig. 65). La poche du cirre a 102-120 μ de long et 18-20 μ de diamètre. Elle contient une vésicule séminale interne globuleuse

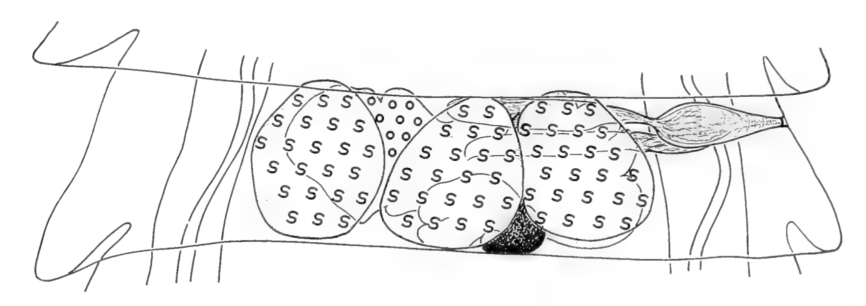


Fig. 65.
Anatomie de *Hymenolepis magnirostellata* Baer, 1931.

et un cirre très étroit, armé de minuscules épines. L'ovaire est allongé et fortement lobé. La glande vitellogène est également lobée. La vésicule séminale externe et le



Fig. 66-70.
Crochets d'*Hymenolepis* de *Neomys* dessinés à la même échelle.
Fig. 66: *H. bifurca* (Hamann, 1891); Fig. 67: *H. hamanni* (Mrazek, 1891); Fig. 68: *H. magnirostellata* Baer, 1931; Fig. 69: *H. integra* (Hamann, 1891); Fig. 70: *H. omissa* Baer et Joyeux, 1943.

réceptacle ne présentent rien de particulier. L'utérus est fortement lobé mais son contour devient de plus en plus régulier dans les anneaux ovigères. Il paraît sacciforme dans les proglottis gravides. Nous ne pouvons pas indiquer les dimen-

sions des œufs qui sont très déformés dans nos exemplaires gravides. Les oncosphères mesurent 24-30/17-20 μ et leurs crochets 12-13 μ.

Discussion

La description originale signale 20-24 crochets (Baer, 4). Or Della Santa (24), qui a revu le même matériel, indique 34 crochets. Il s'est donc probablement produit une erreur d'impression dans la publication originale, erreur reprise dans la publication suivante (Baer, 5). Prokopic (71) signale 24-30 crochets, puis 42-44 (74). Euzet et Jourdane (27) trouvent 30-35 crochets dans leur matériel tandis que Soltys (94) indique le chiffre de 44. Nos exemplaires possèdent 32-37 crochets. Il y a donc peut-être des populations séparées géographiquement et caractérisées par des nombres de crochets différents.

Vampirolepis heleni Schaldybin, 1964, est sans aucun doute identique à *Hymenolepis magnirostellata* Baer, 1931. Ce Cestode possède 46 crochets de 33 μ dont la forme est identique à celle du type de *Hymenolepis magnirostellata* que nous avons pu réétudier. Les dimensions indiquées par l'auteur russe pour le scolex (350-510 μ) et les ventouses (272 μ) sont évidemment beaucoup plus fortes

Tableau 15

	Baer (1931)	Soltys (1954)	Prokopic (1956)	Prokopic (1957 *c*)	Schaldybin (1964) (*V. heleni*)	Présent travail
Scolex	260 μ	260-320 μ	260-320 μ	260-320 μ	350-510 μ	190 μ
Rostre	90 μ	90 μ	—	—	—	80/60 μ
Ventouses	140 μ	140 μ	126-144 μ	140 μ	272 μ	79-91/ 64-68 μ
Nombre de crochets	20-24	44	24-30	42-44	46	32-37
Taille des crochets	30,4 μ	28 μ	28-30 μ	28-32 μ	33 μ	27-33 μ
Poche du cirre	140/50 μ	150/50 μ	—	150 μ	158/85 μ	102-120/ 18-20 μ
Œufs	42/30 μ	41/30 μ	40-44/ 28-32 μ	40/30 μ	—	—
Oncosphères	27/19 μ	—	—	—	—	24-30/ 17-20 μ
Crochets des onchosphères	—	—	—	—	—	12-13 μ

que celles que nous avons mesurées. Mais chacun sait combien les dimensions de ces organes peuvent varier selon l'état du parasite au moment de la fixation; nos exemplaires étaient encore vivants au moment de la dissection de l'hôte et ont été fixés sans compression entre deux lames de verre. L'anatomie figurée d'ailleurs assez schématiquement par SCHALDYBIN (90) est identique à celle de *Hymenolepis magnirostellata*. Le tableau 15 résume les descriptions de *Hymenolepis magnirostellata* que nous avons trouvées dans la bibliographie.

E. PARASITES DE MUSARAIGNES DU GENRE *Neomys*, A SCOLEX INERME

Hymenolepis fodientis n. sp.

Synonymes: *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954) *sensu* Jourdane, 1967; Wahl, 1967; Vaucher et Hunkeler, 1967; Euzet et Jourdane, 1968.
Hôtes intermédiaires: Crustacés ? [1]

Cette nouvelle espèce est de grande taille pour un Cestode de Musaraigne puisqu'elle mesure 32-47 mm de long et 1,2 mm de large à l'état adulte. Le scolex inerme a 260-365 μ de diamètre et 233-344 μ de long. Il porte quatre ventouses de 151-247/105-192 μ. On ne distingue aucune trace de rostre. Les ventouses sont beaucoup moins enfoncées dans les tissus du scolex que celles de *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954); elles s'ouvrent également dans la partie antérieure du scolex (fig. 36). Les trois testicules sont généralement disposés en triangle, un poral et deux aporaux (fig. 38). Mais on observe parfois des proglottis où les testicules sont placés sur une ligne ou occupent une position intermédiaire (fig. 71). Ce caractère avait déjà été observé par JOURDANE (34) et EUZET et JOURDANE (27). La disposition en triangle est la plus fréquente. La poche du cirre mesure 86-140 μ de long et 10-32 μ de diamètre. Le cirre est court (environ 30 μ) et sa longueur ne dépasse jamais celle de la vésicule séminale interne. Il est garni de longues épines serrées (fig. 72). L'ovaire est très distinctement lobé et situé au centre du proglottis; en arrière de cet organe, près du bord postérieur du segment, on observe la glande vitellogène, légèrement lobée ou du moins à contour irrégulier. Le vagin se dilate en un réceptacle séminal très peu distinct. L'utérus est lobé dans les anneaux gravides jeunes mais apparaît sacciforme lorsqu'il est rempli d'œufs mesurant 39-46/22-28 μ. Les oncosphères ont 18-26/13-17 μ et leurs crochets 10-11 μ.

---

[1] Les formes larvaires décrites par PROKOPIC et GROSCHAFT (81) appartiennent peut-être en partie à *H. fodientis*. Comme nous l'avons déjà signalé dans le chapitre consacré à *H. globosoides*, il serait nécessaire de reprendre le problème des cycles évolutifs des Cestodes en question sur la base d'infestations expérimentales.

Discussion

Nous devons discuter la description de *Hymenolepis fodientis* n. sp. avec celles de *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954) et de *H. anthocephalus* Van Gundy, 1935, parasite de la Musaraigne nord-américaine *Blarina brevicauda*. Les autres Cestodes à scolex inerme parasitant les Soricidae n'entrent pas en ligne de compte

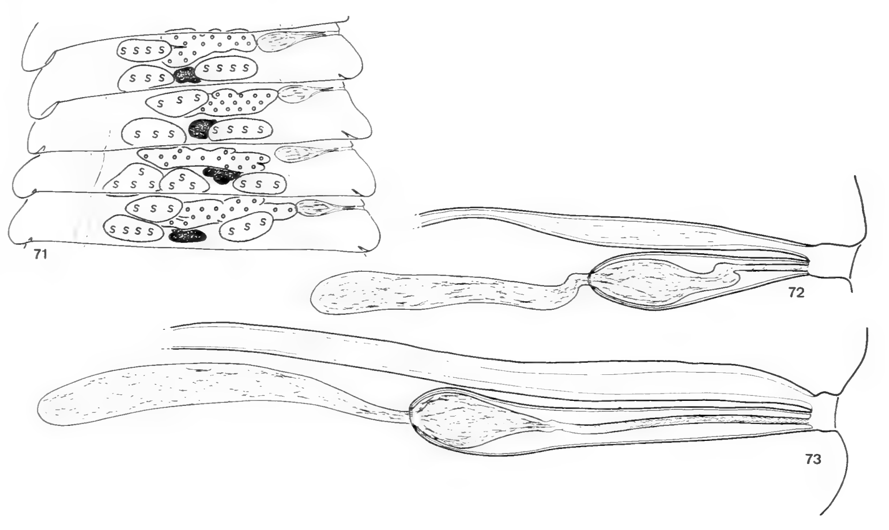


Fig. 71.

Hymenolepis fodientis n. sp.: quatre anneaux adultes vus à un faible grossissement pour montrer la variation de disposition des organes. (voir aussi la fig. 38).

Fig. 72 et 73.

A la même échelle, conduits génitaux terminaux de *H. fodientis* n. sp. (fig. 72) et de *H. globosoides* (Soltys, 1954) (fig. 73), d'après des coupes transversales.

puisqu'ils ont tous un scolex et des ventouses de dimensions très inférieures ou une anatomie différente.

Hymenolepis fodientis diffère de *H. globosoides* tout d'abord par le diamètre du scolex. Comme le montre le tableau 16, les dimensions que nous avons relevées dans notre matériel ne chevauchent pas. Il faut cependant signaler que Jourdane (34) trouve des scolex de taille plus forte qui correspondent aux dimensions les plus faibles de *Hymenolepis globosoides*. L'anatomie est différente également. *Hymenolepis globosoides* possède des testicules en ligne ou chevauchant à peine. Ces glandes sont d'autre part situées à l'extérieur de l'aire occupée par l'ovaire ou sont à peine recouvertes par cet organe, quel que soit le degré de contraction du strobila. Chez *Hymenolepis fodientis*, au contraire, les trois testicules sont situés dans l'aire occupée par la gonade femelle et masqués par elle lorsque le strobila est contracté (fig. 38). La structure de la poche du cirre

est nettement différente: chez *Hymenolepis globosoides*, le cirre invaginé mesure jusqu'à 110 µ de long dans les anneaux adultes tandis qu'il ne dépasse pas 30 µ chez *H. fodientis* (fig. 72, 73). Les œufs de *Hymenolepis globosoides* sont plus grands que ceux de *H. fodientis* dans notre matériel. Nous n'accordons cependant pas trop d'importance à cette différence, car nous n'avons pas pu mesurer les œufs avant le montage en préparations totales; nous ne pouvons donc pas traiter ce problème de manière statistique, vu le faible nombre d'exemplaires récoltés.

Hymenolepis anthocephalus Van Gundy, 1935 ressemble également à *H. fodientis*. Il s'en distingue cependant par la présence d'un rostre rudimentaire dont nous n'avons relevé aucune trace dans notre matériel. Les dimensions de la poche du cirre indiquées par Van Gundy (29) sont inférieures à celles de notre nouvelle espèce. Remarquons également qu'aucun Cestode n'a jusqu'ici été cité à la fois chez des Soricidae européens et nord-américains.

Le matériel étudié par Wahl (107) et décrit sous le nom de *Hymenolepis globosoides* a été revu et s'est révélé identique à *H. fodientis*. M. J. Jourdane nous a aimablement confié quelques préparations des Cestodes qu'il a décrits récemment. Les Cestodes inermes récoltés par cet auteur chez *Neomys* correspondent exactement à nos exemplaires de *Hymenolepis fodientis* quant à leur anatomie mais possèdent un scolex et des ventouses plus grands (tableau 16). M. J. Jourdane nous signale également qu'à son avis, les grands *Hymenolepis* inermes parasites de *Neomys* et de *Sorex* appartiennent à des espèces différentes *(in litt.)*.

Prokopic (74) signale *Hymenolepis globosoides* chez *Neomys*. Les données de cet auteur correspondent en partie exactement à celles de la description originale de Soltys (94). Les illustrations sont malheureusement très schématiques et ne permettent pas de se rendre compte de la structure de la poche du cirre. Les testicules sont dessinés en triangle.

Les caractéristiques des grands Cestodes à scolex inerme parasitant les Soricidae sont résumées ci-dessous:

1. *Hymenolepis anthocephalus* Van Gundy, 1935: présence d'un petit rostre rudimentaire, poche du cirre mesurant 69-76 µ. Parasite de *Blarina brevicauda* (Amérique du Nord).

2. *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954): pas de rostre rudimentaire; scolex mesurant 410-620 µ de diamètre selon Soltys (94), 460-685 µ (orig.); cirre très long, jusqu'à 110 µ. Parasite de *Sorex* (Europe).

3. *Hymenolepis fodientis* n. sp.: pas de rostre rudimentaire; scolex mesurant 260-365 µ (orig.) mais pouvant atteindre 500 µ de diamètre (Jourdane, 34). Cirre court (maximum 30 µ, orig., 25 µ selon Jourdane). Parasite de *Neomys* (Europe).

TABLEAU 16

	SOLTYS (1954)	PROKOPIC (1957 *c*)	JOURDANE (1967)	PRÉSENT TRAVAIL	PRÉSENT TRAVAIL	VAN GUNDY (1935)
Scolex	410-620 µ	410-620 µ	500/400 µ	460-685/410-690 µ	260-365/233-344 µ	250-389 µ
Ventouses	400/300 µ	400/300 µ	330/230 µ	353-434/133-219 µ	151-247/105-192 µ	160/110 µ
Poche du cirre	83 µ	80/65 µ	90/45 µ	125-183/12-25 µ	86-140/10-32 µ	69-76/24-28 µ
Œufs	56 µ	65 µ	30/20 µ	env. 58/36 µ	39-46/22-28 µ	47/30 µ
Oncosphères	—	—	20/15 µ	20-28/13-17 µ	18-26/13-17 µ	—
Crochets des oncosphères	—	—	10 µ	11-12 µ	11 µ	12 µ
Hôte	*Sorex minutus*	*Neomys* spp.	*Neomys fodiens*	*Sorex araneus*	*Neomys fodiens*	*Blarina brevicauda*
Décrit sous le nom de	*Dicranotaenia globosoides*	*Insectivorolepis globosoides*	*Hymenolepis globosoides*			
Nom valable d'après nous	*Hymenolepis globosoides*	?	*Hymenolepis fodientis*	*Hymenolepis globosoides*	*Hymenolepis fodientis*	*Hymenolepis anthocephalus*

b) **Dilepididae** Fuhrmann, 1907

Choanotaenia crassiscolex (von Linstow, 1890)

Synonymes: *Monopylidium soricinum* Cholodkowsky, 1906.
Amoebotaenia subterranea Cholodkowsky, 1906.
Choanotaenia soricina (Cholod., 1906) Baylis, 1934.
Monopylidium scutigerum Baer, 1928 *nec* Dujardin, 1845.

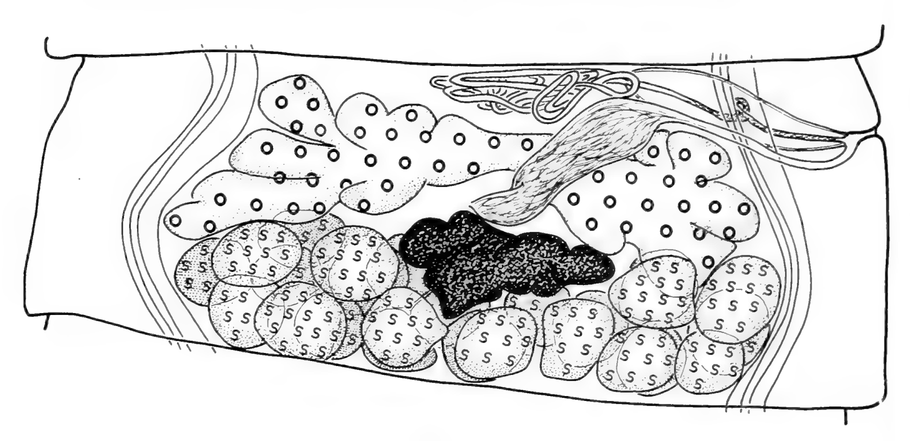


FIG. 74.
Anatomie de *Choanotaenia crassiscolex* (von Linstow, 1890).

Hôtes intermédiaires: Mollusques — nombreuses données: *Arion rufus* L., *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Clausilia pumila* Pfeiffer, *Deroceras reticulatus* (Müll.), *Discus rotundatus* (Müll.), *D. ruderatus* (Studer), *Eucobresia diaphana* (Drap.), *Fruticola fruticum* (Müll.), *Helicella obvia* (Ziegler), *Isognostoma isognostomum* (Gmelin), *Laciniara biplicata* (Montagu), *Oxychilus cellarius* (Müll.), *O. helveticus* (Blum), *Succinea putris* L., *Vitrea contracta* West., *Vitrina pellucida* (Müll.), *Zonitoides nitidus* (Müll.). (Bibliographie: 43, 50, 55, 71, 82, 84).

Les plus grands exemplaires que nous avons rencontrés mesurent 18 mm de long et 1,3 mm de large. Ce Cestode fréquent a été identifié chez *Sorex araneus*, *minutus*, *alpinus*, *Crocidura russula* et *Neomys fodiens*.

Le scolex a 375-506 μ de diamètre et 345-640 μ de long chez les individus adultes ou gravides. Les exemplaires immatures ont un scolex plus petit, ce qui ne saurait surprendre puisque les mensurations relevées chez les larves sont également plus faibles (Tableau 17). Le très long rostre a 343-400 μ de long et 50-64 μ de diamètre. Il coulisse dans une gaine aux parois épaisses et porte une double

couronne de 17-24 crochets longs de 35-48 μ (fig. 78). Les grandes ventouses ovalaires sont longues de 242-466 μ et larges de 105-210 μ. Elles sont très distinctement armées de minuscules épines disposées très régulièrement dans la cuticule. Ce caractère ne paraît avoir été remarqué que par Rawson et Rigby (84) chez les formes larvaires. Les testicules sont au nombre de 18-25, disposés en deux couches superposées, dans la moitié ou les deux tiers postérieurs du segment. La poche du cirre, qui mesure 114-181/23-55 μ, est précédée d'un long canal déférent et contient un long cirre armé. Canal déférent et cirre forment des boucles en arrière de la poche du cirre et dans celle-ci. Il n'y a pas de vésicules séminales. L'ovaire, fortement lobé, est disposé transversalement en avant des testicules (fig. 74). Le vitellogène est également irrégulièrement lobé dans les anneaux adultes. Le vagin aboutit dans un volumineux réceptacle séminal tandis que son extrémité dorsale rejoint le pore génital en passant tantôt en avant, tantôt en arrière de la poche du cirre. Les conduits sexuels terminaux sont situés à la face ventrale des canaux excréteurs, comme le remarquait déjà Cholodkowsky (19). On observe souvent l'autofécondation des proglottis, le cirre étant replié dans l'atrium ou dans les voies génitales femelles. Ce phénomène avait aussi été remarqué par Rybicka (86). L'utérus est fortement lobé dans les anneaux gravides jeunes et sacciforme dans les proglottis gravides. Il se résout en capsules utérines contenant un seul œuf. Ces derniers mesurent 38-50/20-27 μ, les oncosphères 25-29/13-17 μ et leurs crochets 10-11 μ.

Discussion

Connue depuis longtemps, cette espèce a cependant donné lieu à beaucoup de discussions quant à sa position systématique. On est maintenant d'accord sur le fait que *Amoebotaenia subterranea* Cholodkowsky, 1906 et *Monopylidium soricinum* Cholodkowsky, 1906 sont synonymes et de plus, identiques au *Taenia crassiscolex* von Linstow, 1890, mais pas au *Taenia scutigera* Dujardin, 1845, comme l'avait tout d'abord pensé Baer (3). Nous renvoyons donc aux travaux de Baer (3), Cholodkowsky (19, 20) et Baylis (12). L'espèce a été placée dans le genre *Choanotaenia* Railliet, 1896 par Joyeux et Baer (37). Nous devons cependant faire remarquer que l'attribution de ce Cestode au genre *Choanotaenia* n'est pas tout à fait satisfaisante, car les conduits génitaux passent entre les canaux excréteurs chez les autres espèces de ce genre, mais dorsalement chez *C. crassiscolex*. Il est évidemment difficile de savoir quelle est l'importance de ce critère en taxonomie. Dans le cas des *Taenia* de Carnivores, les deux dispositions sont présentes et elles n'ont pas d'importance du point de vue systématique (Verster, 106). Matevossian (62) range tous les *Choanotaenia* parasites de Mammifères dans un genre nouveau, *Rodentotaenia*. Cette nouvelle classification n'est guère plus judicieuse puisqu'elle groupe des *Choanotaenia* vrais, par exemple

Tableau 17

	Scolex	Rostre	Ventouses	Crochets Nombre	Crochets Taille	Poche du cirre	Œufs
von Linstow (1890)	—	190/200 μ	490/160 μ	17	52 μ	—	—
Cholodkowsky (1906) *(Monopylidium soricinum)*	450 μ	400 μ	400/200 μ	16-18	43 μ	—	35 μ
Cholodkowsky (1906) *(A. subterranea)*	500/400 μ	—	300 μ	18-20	55 μ	—	32 μ
Baer (1928)	500-750/ 400-600 μ	300-700/ 60-80 μ	300-400/ 200-400 μ	16-18	52-55 μ	130-140/ 23 μ	— —
Baylis (1934)	—	—	—	16-20	44-55 μ	—	—
Soltys (1952)	500-700 μ	—	300-400/ 200-400 μ	16-18	52-55 μ	130-140/ 20 μ	15 μ
Kobulej et Versenyi (1953)	435-465/ 540-690 μ	40-70 μ de ø	135-170 μ de largeur	16-17	48 μ	—	30-33/ 17-18
Zarnowski (1955)	470-550 μ	350-560 μ	330-460 μ	18	46-50 μ	175-237 μ	32-40
Prokopic (1956)	420-500 μ	—	—	16-18	45-50 μ	—	30-35/ 16-18
Pojmanska (1957)	429-500/ 750 μ	—	329-550/ 76-100 μ	18	50-60 μ	150 μ	15-27 (imma- tures)
Kisielewska (1958) (cysticercoïdes)	450-600 μ	—	160-370 μ	18	48-56 μ	—	—
Kisielewska (1958) (Cestodes adultes)	640-720 μ	—	420-440 μ	18	48-56 μ	—	—
Rybicka (1959)	450-700/ 400-700 μ	—	315-490 μ	18	40-50 μ	—	—
Prokopic (1959) (cysticercoïdes)	—	240-310/ 70-90 μ	224/163 μ	18-20	45-53 μ	—	—
Rawson et Rigby (1960) (cysticercoïdes)	200 μ	—	200/100 μ	20	50 μ	—	—
Rawson et Rigby (1960) (Cestodes adultes)	480 μ	—	450/200 μ	—	60 μ	—	—
Kisielewska (1961)	540-720 μ	420-590 μ	420-640/ 100-150 μ	18	48-56 μ	185-198 μ	—
Wahl (1967)	—	—	—	18	53,8 μ	130-140/ 20 μ	—
Présent travail	375-506/ 345-640 μ	343-400/ 50-64 μ	242-466/ 105-210 μ	17-24	35-48 μ	114-181/ 23-55 μ	38-5[illegible] 20-2[illegible]

C. hepatica (Baer, 1932) et *C. crassiscolex*. Il serait donc souhaitable que les actuels *Choanotaenia* de Mammifères fassent l'objet d'une nouvelle révision. Pour l'instant, nous laissons l'espèce *crassiscolex* dans le genre de Railliet.

De nombreuses descriptions de ce Cestode ont déjà été publiées. La longueur des crochets varie assez fortement d'une localité à l'autre, alors que les autres dimensions se révèlent plus constantes si l'on tient compte des variations de taille dues, chez les Cestodes, au différents états de contraction des spécimens étudiés. Le tableau 17 résume les descriptions que nous avons trouvées dans la bibliographie. Il nous paraît intéressant de signaler que, dans notre matériel, les plus petits crochets (35-39 μ) proviennent de deux Vers récoltés chez un *Sorex araneus* piégé sur l'île d'Aland; il s'agit donc d'une population isolée géographiquement.

Choanotaenia hepatica (Baer, 1932)

Synonyme: *Monopylidium hepaticum* Baer, 1932.
Hôte intermédiaire: inconnu.

Cet intéressant Cestode est généralement fixé dans le canal cholédoque de l'hôte; cependant, nous avons autopsié une Musaraigne carrelet parasitée exceptionnellement par 10 *Choanotaenia hepatica* se trouvant dans la lumière du tube digestif. La technique de récolte du matériel (voir Introduction) ne nous a pas permis de constater si tous les exemplaires vivaient à proximité de l'embouchure du cholédoque dans le duodénum. Ces 10 individus n'étaient pas ovigères et le canal cholédoque ne présentait pas de dilatation, comme c'est le cas lorsqu'un seul Ver parasite la Musaraigne.

Nos plus grands exemplaires ont 32 mm de long et 2 mm de large. Le scolex mesure 260-353 μ de diamètre et 183-274 μ de long. Le rostre (114-116/86-114 μ.) porte une double couronne d'environ 45 crochets de 35 à 37μ. Comme le montre la figure 76, la disposition des crochets est souvent irrégulière, des crochets pouvant manquer dans la couronne antérieure comme dans la couronne postérieure. Les ventouses sont un peu ovalaires et mesurent 93-187/86-114μ. Il y a 50-53 testicules, situés principalement dans la partie postérieure du proglottis (fig. 75). La poche du cirre a 146-201 μ long et 41-46 μ de diamètre. Elle contient un cirre armé de petites épines. Le canal déférent forme de nombreuses boucles avant de pénétrer dans la poche du cirre. L'ovaire, situé antérieurement, possède deux lobes fondamentaux réunis par un isthme, le lobe poral étant plus réduit. Ces deux lobes principaux sont eux-mêmes divisés en un grand nombre de lobules. La glande vitellogène est également fortement lobée. Le vagin possède une épaisse paroi et aboutit dans un gros réceptacle séminal. Les canaux sexuels terminaux passent entre les canaux excréteurs et les pores génitaux alternent irrégulièrement.

L'utérus est fortement lobé. Dans les anneaux gravides, il forme des capsules ovifères qui ne contiennent qu'un seul œuf. La surface de cette capsule possède

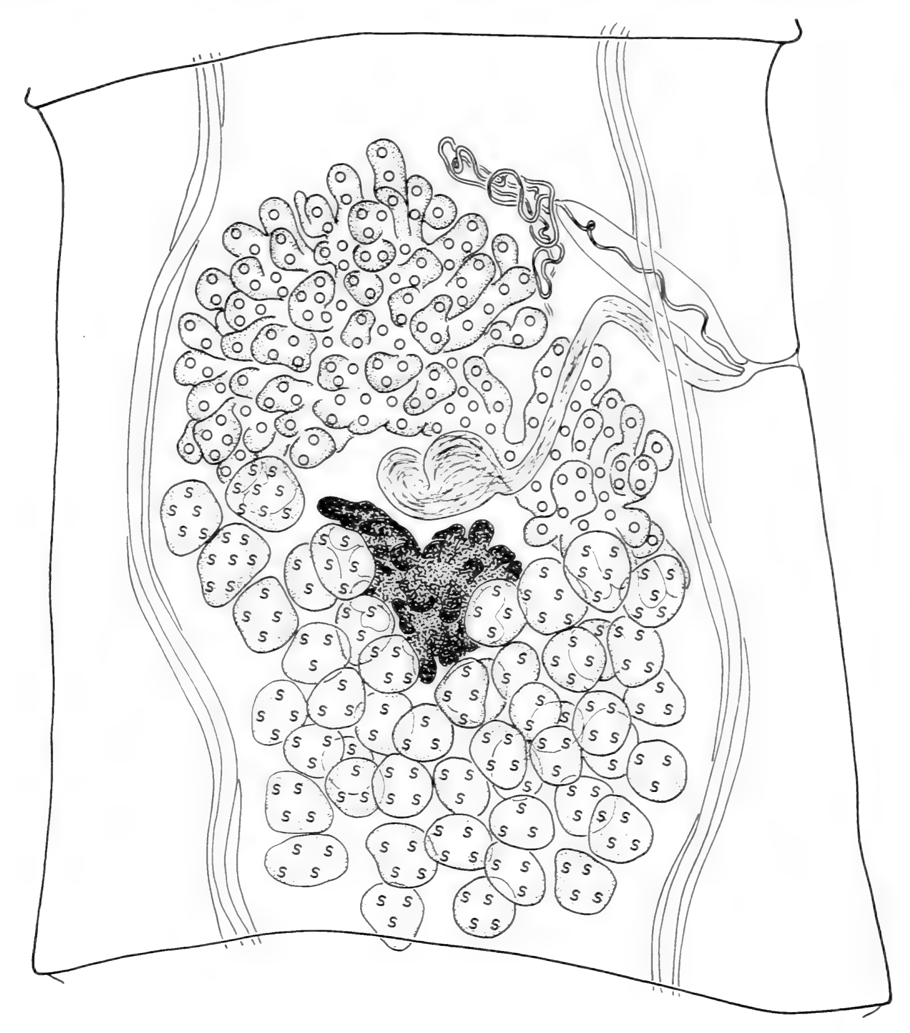


Fig. 75.
Anatomie de *Choanotaenia hepatica* (Baer, 1932).

de nombreuses petites proéminences qui lui donnent un aspect rugueux. Les autres enveloppes de l'œuf, accolées à la capsule, sont difficiles à distinguer, même sur coupes. Les œufs, entourés de leur capsule, mesurent 26-32/24-30 μ, les oncosphères 19-21/15-17 μ et leurs crochets 9-10 μ.

Discussion

Cette espèce correspond à la diagnose du genre *Choanotaenia* Railliet, 1896 (=*Monopylidium* Fuhrmann, 1899): pores génitaux irrégulièrement alternants, conduits génitaux terminaux passant entre les canaux excréteurs, utérus lobé se résolvant en capsules ovifères (Fuhrmann, 28; Joyeux et Baer, 37). Nous ne pensons donc pas que le genre *Rodentotaenia* Matevossian, 1953, doit être maintenu, car il n'y a aucun inconvénient à ce qu'un genre de Cestodes renferme des parasites d'Oiseaux et de Mammifères.

Tableau 18

	Baer (1932)	Soltys (1952)	Zarnowski (1955)	Présent travail
Scolex	460 μ	360 μ	400-420 μ	260-353/183-274 μ
Rostre	140 μ	—	130/192 μ	114-116/86-114 μ
Ventouses	130 μ	115 μ	150 μ	93-187/86-114 μ
Nombre de crochets	46	46	48	env. 45
Taille des crochets	38,4 μ	38 μ	38,5 μ	35-37 μ
Nombre de testicules	—	25	45-50	50-53
Poche du cirre	—	—	175-225 μ	146-201/41-46 μ
Œufs (avec capsule)	—	—	33-37 μ	26-32/24-30 μ
Oncosphères	—	—	22-24 μ	19-21/15-17 μ
Crochets des oncosphères	—	—	—	9-10 μ

La première description de l'anatomie de ce parasite est celle de Soltys (93). Cet auteur indique que les testicules sont au nombre de 25 seulement, alors que Zarnowski (110) et nous-même trouvons un chiffre voisin de 50. L'illustration de Soltys (93), d'ailleurs très schématique, montre qu'il avait sans doute affaire à des exemplaires immatures. Zarnowski (110) dessine des capsules ovifères contenant plusieurs œufs; l'auteur polonais a sans doute pris les fines ramifications de l'utérus pour des capsules à œufs nombreux. Le tableau 18 résume les descriptions connues de ce Cestode. Nos mensurations concordent bien avec celles des autres auteurs; cependant, les dimensions du scolex et du rostre sont plus faibles pour notre matériel.

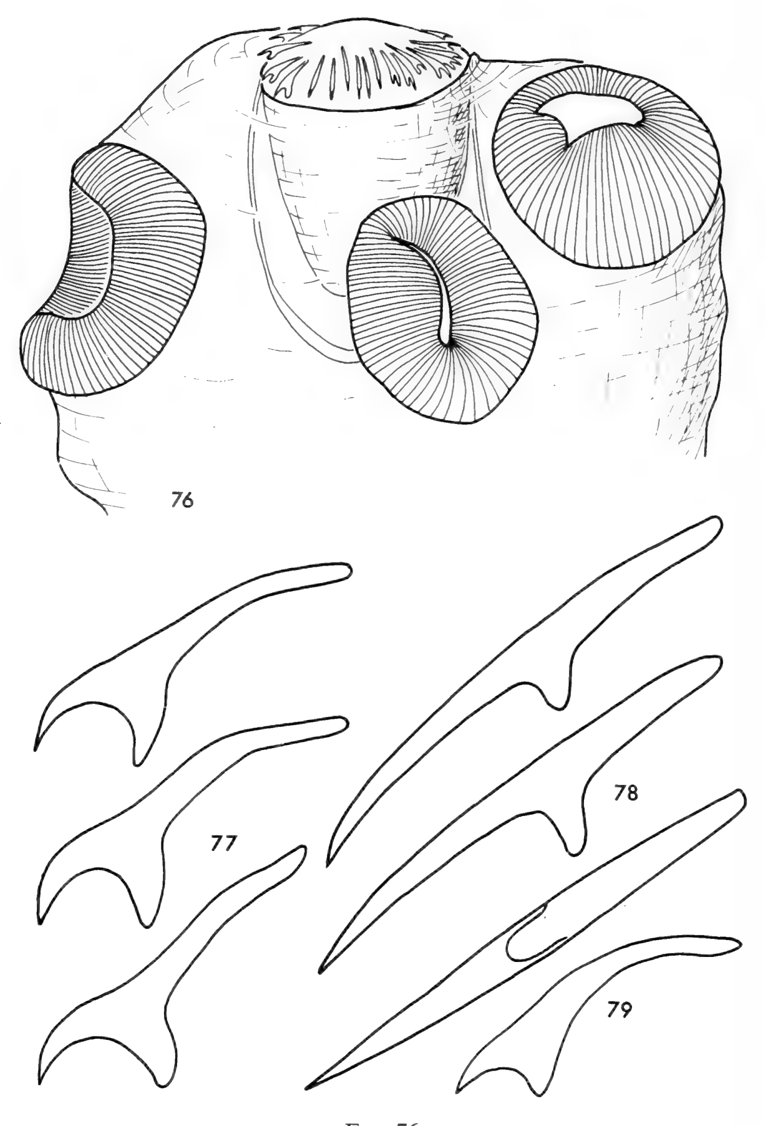


Fig. 76.
Scolex de *Choanotaenia hepatica* (Baer, 1932).

Fig. 77.
Crochets de *C. hepatica*.

Fig. 78.
Crochets de *C. crassiscolex* (von Linstow, 1890).

Fig. 79.
Un crochet de *Dilepis undula* (Schrank, 1788). Les crochets des *Choanotaenia* sont dessinés à la même échelle.

Dilepis undula (Schrank, 1788)

Comme de nombreux auteurs l'ont déjà signalé, ce Cestode se rencontre assez souvent chez les Musaraignes. Nous l'avons identifié chez des *Sorex* et des *Crocidura*. Le Ver reste immature et ne dépasse pas quelques millimètres de long. Le strobila est indifférencié et ne contient jamais d'anneaux dans lesquels les organes sont visibles. Comme la larve cysticercoïde se trouve chez les Oligochètes terrestres (Rysavy, 88), les Musaraignes s'infestent en mangeant ces Invertébrés. Les hôtes définitifs normaux sont des Oiseaux Passériformes.

Formes larvaires trouvées chez les Soricidae

Larves *Tetrathyridium*

Chez deux *Crocidura russula ichnusae* piégées en Sardaigne par notre ami le Dr A. Meylan, nous avons constaté la présence de larves *Tetrathyridium* de *Mesocestoides* sp. De telles larves ont été signalées chez divers Insectivores *(Erinaceus, Crocidura)*, des Carnivores et des Rongeurs (Joyeux et Baer, 37). Les Vers adultes appartiennent au genre *Mesocestoides*, parasite de Carnivores. Il n'est malheureusement pas possible d'identifier la larve de manière précise sans effectuer expérimentalement le cycle évolutif du parasite.

Remarques concernant l'anatomie des Cestodes étudiés

1. Le scolex des Hymenolepis *armés*

Les scolex armés des *Hymenolepis* de Soricidés peuvent être séparés en plusieurs types. Dans le premier cas, le rostre est rétracté au repos dans sa poche et les crochets sont rassemblés en un faisceau logé dans une dépression centrale du rostre. Lorsque le Ver est fixé dans la muqueuse de l'hôte, le rostre est évaginé et les crochets ont pivoté d'environ 90° pour se planter dans les tissus de l'intestin (fig. 13, 14, 18, pl. II D). Cette structure de scolex désignera le type A; elle caractérise les espèces suivantes: *Hymenolepis schaldybini, singularis, scutigera, stefanskii, hamanni, bifurca* et *magnirostellata.*

Dans le type B, le rostre a le même fonctionnement, mais les crochets sont de longueur variable chez le même individu et sont de plus insérés à des niveaux différents *(Hymenolepis spinulosa, jacutensis).*

Le type C comprend de nombreuses espèces. Qu'il soit évaginé ou rétracté, le rostre a la même morphologie et les crochets ne sont jamais rassemblés dans une dépression centrale (fig. 1 et 2, pl. II C). D'autre part, la fixation du parasite

dans la muqueuse est réalisée par le pincement de celle-ci entre le rostre et sa gaine; à cette action s'ajoute évidemment celle des crochets. Les espèces suivantes sont caractérisées par ce type de rostre: *Hymenolepis furcata*, *prolifer*, *scalaris*, *brusatae*, *tiara*, *uncinata* et *pistillum*.

Les scolex de *Hymenolepis integra* et *omissa* sont dérivés du type précédent. Cependant, les ventouses ont passé à l'intérieur du scolex qui s'est creusé d'une profonde dépression. Elles ne semblent plus avoir de rôle important dans la fixation du parasite (type D).

Enfin, chez *Hymenolepis raillieti*, l'énorme rostre repousse les petites ventouses dans la partie postérieure du scolex. Ce dernier se rapproche beaucoup plus de celui de *Hymenolepis nagatyi* Hilmy, 1936, parasite de *Crocidura* africaines, que de celui d'aucun autre Cestode de Musaraigne européenne.

Les différents types de rostres que nous venons de désigner ne sont évidemment valables que pour les *Hymenolepis* parasites de Soricidae européens.

TABLEAU 19

Espèce	Scolex	Disposition des testicules	Hôtes
H. schaldybini	type A	ligne	*Sorex*
H. singularis	» »	»	»
H. scutigera	» »	»	»
H. stefanskii	» »	»	»
H. magnirostellata	» »	»	*Neomys*
H. jacutensis	» B	triangle	*Sorex*
H. spinulosa	» »	»	»
H. furcata	» C	»	»
H. scalaris	» »	»	*Crocidura*
H. brusatae	» »	»	»
H. tiara	» »	»	»
H. uncinata	» »	»	»
H. pistillum	» »	»	»
H. prolifer	» »	ligne	*Sorex*
H. hamanni	» A	variable	*Neomys*
H. bifurca	» »	»	»
H. integra	» D	triangle	»
H. omissa	» »	»	»

2. *La disposition des organes génitaux*

Quelques particularités concernant la position de l'ovaire et du vitellogène peuvent être relevées. Chez *Hymenolepis scutigera*, *schaldybini*, *singularis*, *prolifer*, *infirma*, *integra* et *omissa*, la glande vitellogène se trouve dans la moitié aporale du proglottis, alors qu'elle occupe une position centrale chez les autres espèces. D'autre part, nous avons très souvent constaté que cet organe est situé ventralement

par rapport à l'ovaire, alors que l'on s'attend à le trouver à la face dorsale de la glande génitale femelle.

L'ovaire est le plus souvent lobé (deux ou trois lobes principaux) mais entier chez les parasites de *Neomys* suivants: *Hymenolepis integra, omissa, bifurca* et *hamanni*.

FUHRMANN (28) distinguait plusieurs types anatomiques fondés principalement sur la position des testicules. Il disait avec raison que ce critère est loin d'être

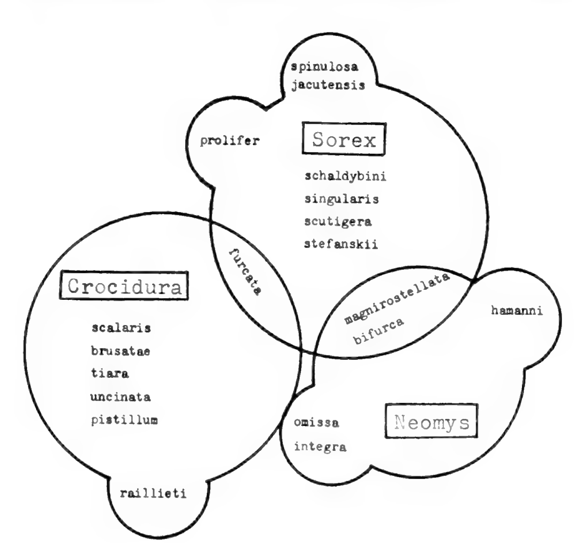


FIG. 80.

Schéma illustrant le fait que les *Hymenolepis* armés de Soricidae appartiennent, selon nos observations, à des types anatomiques généralement distincts selon le genre de l'hôte définitif. Autres explications dans le texte.

constant et que selon l'état de contraction du strobila, une espèce peut être rangée dans plusieurs catégories. Dans le cas des *Hymenolepis* de Soricidae, deux types extrêmes peuvent être distingués: testicules placés en ligne ou en triangle. Lorsque les testicules sont disposés en triangle, il serait illusoire de vouloir distinguer plusieurs autres types selon l'angle formé par les testicules aporaux. La disposition varie en effet fortement selon l'état de contraction. Il n'en demeure pas moins que, à trois exceptions près (*Hymenolepis fodientis, bifurca* et *hamanni*), les deux catégories extrêmes sont valables. Les espèces suivantes possèdent trois testicules en ligne: *Hymenolepis schaldybini, singularis, scutigera, stefanskii* et *magnirostellata*. Nous ne pouvons pas nous prononcer avec certitude, vu le faible nombre de spécimens étudiés, pour *Hymenolepis globosoides* et *raillieti*. Chez *Hymenolepis prolifer*, les testicules sont également placés en ligne; mais on ne voit guère comment il pourrait en être autrement chez un Cestode dont les anneaux

sont à ce point contractés naturellement. Les espèces suivantes ont des testicules disposés en triangle: *Hymenolepis furcata*, *jacutensis*, *spinulosa*, *diaphana*, *tripartita*, *infirma*, *scalaris*, *brusatae*, *tiara*, *uncinata*, *pistillum*, *integra* et *omissa*.

Le tableau 19 montre que tous les parasites de *Crocidura* (sauf *Hymenolepis raillieti*, encore trop mal connu) possèdent un scolex du type C et les trois testicules disposés en triangle. Les parasites de *Sorex*, sauf *Hymenolepis furcata* et *prolifer* (qui est intermédiaire) ont un scolex du type A et des testicules en ligne; on touve encore, chez les *Sorex*, *Hymenolepis spinulosa* et *jacutensis*, caractérisés par un scolex particulier et les testicules disposés en triangle. Chez *Neomys*, la faune de Cestodes est plus hétérogène à ce point de vue, puisque *Hymenolepis integra* et *omissa* sont deux espèces à part et que l'on trouve un parasite de la catégorie « *Sorex* » *(Hymenolepis magnirostellata)*. *Hymenolepis bifurca* et *hamanni* sont caractérisés par la disposition inconstante des testicules. Cet essai de classification permet donc de conclure que, du point de vue morphologique, les parasites de *Sorex* et de *Crocidura* appartiennent à des types anatomiques différents (exception: *H. furcata*) et que les parasites de *Neomys* appartiennent à la catégorie « *Sorex* » ou sont dérivés de la catégorie « *Crocidura* » *(H. integra* et *omissa)*. Il y a en outre des espèces à part *(H. prolifer* pour les *Sorex*, *H. bifurca* et *hamanni* pour les *Neomys)*. Nous résumons schématiquement cette discussion par la figure 80.

Il n'est guère possible d'établir un groupement satisfaisant pour les espèces inermes. En effet, on peut distinguer deux cas où un rostre rudimentaire est présent *(Hymenolepis diaphana* et *tripartita)*, deux cas où les ventouses s'ouvrent en avant du scolex *(Hymenolepis globosoides* et *fodientis)* et un dernier cas où le scolex ne présente pas de particularité *(Hymenolepis infirma)*. Si les testicules sont diposés en triangle généralement, il y a un cas où la disposition n'est pas constante *(H. fodientis)* et un autre où les testicules sont apparemment disposés en ligne *(H. globosoides)*. D'autre part, *Hymenolepis diaphana* et *tripartita* s'éloignent des autres espèces par la curieuse évolution de leur utérus.

3. Autres remarques concernant l'anatomie

La structure de l'utérus est un caractère souvent cité dans les diagnoses de Cestodes. Dans le cas des *Hymenolepis* de Soricidae, l'utilité de ce critère ne nous semble pas très grande et il ne permet pas de distinguer des groupes homogènes. Nous avons décrit la curieuse évolution de l'utérus chez les deux espèces inermes *Hymenolepis diaphana* et *tripartita*. Spassky (96) écrit que l'utérus de *Hymenolepis schaldybini* a un développement identique à celui de *Hymenolepis diaphana*, ce que nous n'avons jamais observé. Chez quelques espèces *(Hymenolepis scutigera*, *diaphana*, *tripartita* et *pistillum)*, l'utérus a, au début de sa croissance, la forme d'un U renversé. Cette structure temporaire s'estompe rapidement et l'utérus

évolue ensuite comme nous l'avons décrit à propos de ces espèces. Chez les parasites de *Neomys (Hymenolepis integra, omissa, hamanni* et *bifurca)*, l'utérus est sacciforme dès le début et sa paroi subsiste lorsque les anneaux gravides sont déchirés dans l'intestin de l'hôte, formant une sorte de capsule. Les autres espèces parasites de Soricidae ont un utérus lobé dans les jeunes anneaux gravides. A maturité, l'utérus a un aspect sacciforme. Il existe deux types d'utérus lobés, illustrés par les figures 6 et 17, qui n'ont pas de rapport avec les distinctions que nous avons pu faire sur la base de l'anatomie des proglottis et des différents types de scolex.

La structure des œufs n'a pas pu être étudiée de manière satisfaisante dans ce travail en raison de la technique de récolte du matériel. Nous n'avons étudié pratiquement que des Cestodes fixés et il serait nécessaire d'observer des œufs vivants pour pouvoir les décrire avec précision. Les enveloppes des œufs sont en effet très délicates et sujettes à d'importantes rétractions au moment de la fixation et surtout du montage en préparations. A première vue, il ne semble pas y avoir de différences importantes entre les œufs des espèces à cycle évolutif terrestre et celles à cycle aquatique.

Remarques concernant la systématique des *Hymenolepis* de Soricidae d'Europe

Le genre *Hymenolepis* compte un très grand nombre d'espèces parasites d'Oiseaux et de Mammifères; c'est d'ailleurs le genre renfermant le plus grand nombre d'espèces chez les Cestodes. Comme nous avons pu le voir ci-dessus, il réunit des espèces fort différentes entre elles et forme finalement un tout assez peu homogène. Il est donc compréhensible que beaucoup d'auteurs aient tenté de le subdiviser en plusieurs genres plus restreints afin de mieux grouper les espèces voisines. Skrjabin et Matevossian (92) et Spassky (98) démembrent les *Hymenolepis* de Mammifères en un très grand nombre de genres adoptés actuellement par les auteurs russes, tchèques et polonais principalement. Dans son « *Systema Helminthum* », Yamaguti (108) suit cette nouvelle classification avec, il est vrai, d'assez nombreuses modifications et additions.

La première critique que nous faisons à cette nouvelle systématique, c'est d'avoir été établie seulement sur la base de la bibliographie. Il s'ensuit que les descriptions incorrectes, ou peu précises parce que anciennes, ont une importance identique à celle de travaux récents et bien documentés. Par exemple, Yamaguti (108) place *Hymenolepis uncinata* (Stieda, 1862) dans le genre *Oligorchis* Fuhrmann, 1906, parce que la description originale indique que les testicules sont au nombre de 3 à 5! Il ne fait aucun doute que l'anatomie n'a pas été interprétée correctement par Stieda (101), d'autant plus que chez les Musaraignes européennes, il n'a jamais été trouvé que des *Hymenolepididae* à trois testicules

ainsi que trois espèces du genre *Choanotaenia.* Le même auteur conserve le genre *Ditestolepis* Soltys, 1952 et y place *Hymenolepis diaphana.* Comme on l'a vu plus haut, le genre en question a été créé à partir d'une description incorrecte du parasite. Il serait facile de citer encore d'autres exemples.

Cette nouvelle classification ne tient compte que des caractères morphologiques et ne tient aucun compte de caractères biologiques. D'après YAMAGUTI (108), le genre *Staphylocystis* Villot, 1877 groupe des espèces parasites de Chiroptères, Rongeurs et Insectivores et évoluant chez des Diplopodes et des Insectes d'ordres fort éloignés (Coléoptères, Siphonaptères). Il est également très surprenant de touver réunis dans le même genre nouveau (*Vampirolepis* Spassky, 1954) *Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906), *Hymenolepis hamanni* (Mrazek, 1891) et *Hymenolepis stefanskii* Zarnowski, 1954. Cette systématique nous semble donc très artificielle, d'autant plus qu'elle comprend un nombre élevé de genres monotypiques.

Comme plusieurs auteurs l'ont déjà remarqué, les diagnoses de ces genres récents ne tiennent pas toujours compte des mêmes caractères: tantôt l'importance est donnée au scolex, tantôt à la forme des crochets, tantôt à l'anatomie des proglottis ou à l'hôte définitif. Il en résulte une très grande difficulté à placer les espèces de manière certaine dans le genre adéquat et par conséquent de longues listes de synonymes.

Pour ces diverses raisons, nous ne pouvons pas suivre SKRJABIN et MATEVOSSIAN (92), SPASSKY (98) et YAMAGUTI (108) et laissons tous les *Hymenolepis* de Soricidae dans le genre de Weinland. Nous sommes évidemment conscient du fait que ce genre groupe des espèces parfois bien différentes par leur anatomie ou leur biologie, mais nous ne voyons pas comment subdiviser le genre *Hymenolepis* de manière satisfaisante. De toute manière, une telle subdivision ne pourra se faire valablement que sur la base d'études approfondies de nombreux matériaux et non pas seulement au moyen de la bibliographie. Les recherches qui se poursuivent actuellement à Neuchâtel permettront de savoir si les types anatomiques que nous avons distingués chez les *Hymenolepis* parasites de Soricidae européens restent valables pour les parasites de Musaraignes africaines et nord-américaines.

VARIATION INTRASPÉCIFIQUE
(Cas de *Hymenolepis singularis*)

Les dimensions indiquées dans nos diagnoses spécifiques varient dans de fortes proportions pour des organes tels que les scolex, les ventouses et les poches du cirre. Les dimensions des crochets et des oncosphères sont plus constantes mais présentent tout de même une variation non négligeable. Il nous a paru intéressant d'essayer de déterminer s'il existe des populations de parasites légèrement différentes par la taille de leurs crochets et de leurs oncosphères ou si cette

variation se rencontre uniformément dans toutes les localités. Nous n'avons pas tenu compte, dans ce chapitre, des dimensions de scolex et de ventouses, car elles dépendent trop de l'état de contraction du strobila. Quant aux poches du cirre, la principale difficulté est de les mesurer à des niveaux exactement comparables. Nous avons par conséquent envisagé uniquement les crochets et les oncosphères. *Hymenolepis singularis*, avec ses grands crochets de 60 µ environ, se prête particulièrement bien à l'étude de ce problème.

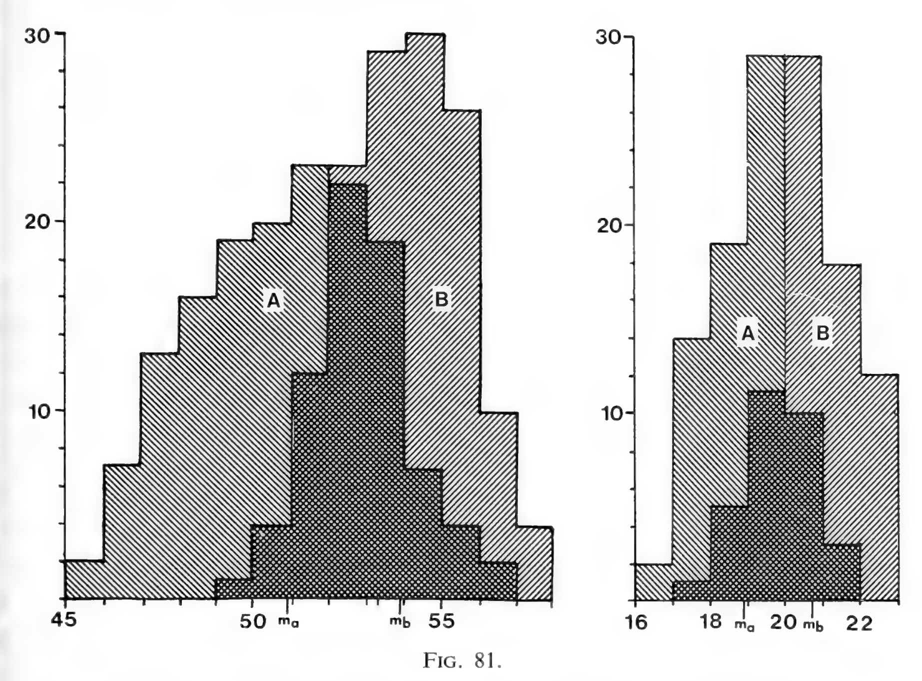


FIG. 81.

Histogrammes obtenus en mesurant la longueur des crochets (à gauche) et le grand diamètre des oncosphères (à droite) chez *Hymenolepis singularis*. Provenance du matériel: A — Olderdalen (Norvège), B — Oostvoorne (Hollande).

Nous avons à dessein choisi deux populations éloignées, l'une en Norvège (Olderdalen) et l'autre aux Pays-Bas (Oostvoorne). Le résultat de nos mesures est illustré par les histogrammes de la figure 81. La longueur des crochets et le grand diamètre des oncosphères sont indiqués en nombre de division de l'échelle micrométrique parce que le convertissement immédiat en µ donne rarement un nombre entier.

Dans l'exemple envisagé, les *Hymenolepis singularis* de Norvège possèdent des crochets nettement plus petits (moyenne $m_a = 50{,}86$ div. $= 60{,}63\ \mu$) que ceux des Pays-Bas (moyenne $m_b = 53{,}96$ div. $= 64{,}32\ \mu$). La comparaison des deux moyennes, établie selon la méthode habituelle du calcul statistique, prouve que la différence est très significative. Il en va de même pour la comparaison des moyennes relatives

aux oncosphères. De nouveau, les dimensions relevées sur le matériel norvégien sont plus faibles (m_a=18,92 div.=22,25 μ) que celles du matériel hollandais (m_b=20,73 div.=24,71 μ). Ces différences sont évidemment sans répercussions sur la taxonomie, mais elles montrent que, chez les Cestodes, on peut trouver des populations différenciables par la taille des crochets et des oncosphères. Il est difficile de savoir si l'éloignement géographique est à la base de l'isolement de ces populations, ou bien si d'autres facteurs entrent en ligne de compte; il n'est *a priori* pas impossible qu'un hôte intermédiaire inhabituel puisse avoir une action défavorable sur la croissance de la larve cysticercoïde.

III. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

Les Cestodes de Soricidae appartiennent aux genres *Choanotaenia* et *Hymenolepis*, qui sont fort différents sur le plan de la spécificité parasitaire.

Choanotaenia crassiscolex parasite aussi bien les Musaraignes à dents rouges (*Sorex*, *Neomys*) que les *Crocidura*. Les *Sorex* sont très fréquemment infestés par ce Cestode qui est beaucoup plus rare chez *Neomys* (2 fois sur 29 individus examinés) et très rare chez *Crocidura* (1 fois sur 115 individus). Le faible taux d'infestation chez *Crocidura* provient sans doute de l'écologie de cet hôte qui fréquente beaucoup moins les biotopes favorables aux hôtes intermédiaires (Mollusques) que les *Sorex*. Le faible taux d'infestation chez *Neomys* est beaucoup plus difficile à expliquer et probablement lié à l'éthologie des Musaraignes aquatiques qui recherchent le plus souvent leur nourriture dans l'eau. Par exemple, *Choanotaenia crassiscolex* parasitait les 8 *Sorex araneus* capturés à Pré-Rodet/Le Brassus (Vd), tandis que 4 *Neomys fodiens*, piégées au même endroit, étaient indemnes de ce Cestode. A Niva Kuhmo (Finlande), les taux d'infestation étaient de 9 cas sur 17 chez *Sorex araneus* et 1 cas sur 5 chez *Neomys fodiens*. La faible densité et la rareté de *Neomys anomalus* rendent impossibles des piégeages intensifs de cette intéressante Musaraigne; il serait particulièrement intéressant d'étudier *Neomys anomalus* de ce point de vue puisqu'elle est moins liée au milieu aquatique que *Neomys fodiens* (Van den Brink, 103; Koenig, 53).

Les *Hymenolepis* sont au contraire beaucoup plus spécifiques et toutes nos identifications, sans exception, montrent que la spécificité est stricte au niveau du genre de l'hôte. Par exemple, nous n'avons jamais trouvé un *Hymenolepis* de *Sorex* chez une *Crocidura* ou chez une *Neomys*. L'absence de données relatives à *Suncus etruscus* ne permet pas d'envisager le cas de cet hôte. Nos observations sur la spécificité des *Hymenolepis* de Soricidae sont en accord avec les publications des auteurs polonais. Mais plusieurs travaux récents effectués en Tchécoslovaquie citent des exceptions à la règle que nous avons formulée, notamment celui de Mituch (67) qui cite 31 espèces de Cestodes chez *Neomys fodiens* et

anomalus en Slovaquie alors que nous n'en trouvons que 7 dans notre matériel. Prokopic (76) publie également des observations qui contredisent les nôtres. L'auteur ne sépare malheureusement pas toujours les données relatives aux hôtes, fondées sur ses propres observations, de celles de la bibliographie. Cela ne signifie pas que nous refusons d'emblée toute exception à la règle de la spécificité parasitaire, mais nous estimons que la trouvaille occasionnelle d'un parasite chez un hôte inhabituel n'est pas significative. Il n'est pas prouvé, en effet, que ce parasite aurait pu devenir adulte et produire des œufs viables. Seules des infestations expérimentales pourraient apporter des éléments sérieux de discussion. De nombreux cas analogues ont été discutés par Fuhrmann (28) qui avait d'autre part relevé de nombreuses erreurs d'étiquetage ou des déterminations hâtives. De toute manière, certaines données nous semblent très douteuses: par exemple la présence de *Hymenolepis khalili* Hilmy, 1936, décrit du Libéria chez *Crocidura* sp., citée (sans description) par Mituch (67) chez *Neomys* en Slovaquie.

La spécificité parasitaire ne semble plus jouer au niveau des espèces de chaque genre de Soricidae européens. Nous n'avons pas pu mettre en évidence des différences importantes dans la composition de la faune parasitaire de *Sorex araneus* et de *Sorex minutus* ou de *Neomys fodiens* et *anomalus* (Tableau 20). *Hymenolepis uncinata* n'a pas été identifié chez *Crocidura russula*, mais uniquement chez *Crocidura leucodon;* l'inverse se produit dans le cas de *Pseudhymenolepis redonica* et *Hymenolepis pistillum. Hymenolepis brusatae* n'a été trouvé que chez *Crocidura suaveolens.* Nous ne pouvons évidemment pas tirer de conclusions définitives concernant les Cestodes de *Crocidura* vu le faible nombre d'hôtes examinés (14 *C. leucodon* et 6 *C. suaveolens*). Ces remarques concernant la spécificité parasitaire des *Hymenolepis* de Soricidae nous paraissent confirmées par l'évolution des Musaraignes en Europe au cours du Pléistocène. Selon Janossy (32), des restes fossiles de *Sorex* ont été trouvés dans de très nombreux gisements datant de cette époque. Ces Soricidae seraient apparus dans le nord-est du continent et ne disparaissent pas pendant les glaciations. Au contraire, les restes fossiles de *Crocidura* disparaissent pendant les glaciations pour réapparaître pendant les périodes interglaciaires. Il s'agit donc de Micromammifères aux exigences climatiques bien différentes, ce qui se traduit également par la distribution des espèces actuelles. Les *Crocidura* peuplent l'Europe moyenne et méridionale, sont absentes de Scandinavie, de Grande-Bretagne, et habitent d'autre part le sud de l'Asie et l'Afrique. Les *Sorex* vivent dans toute l'Europe, y compris la Scandinavie et la Grande-Bretagne, mais sont absents de la plus grande partie de l'Espagne. Ils peuplent également le nord de l'Asie et l'Amérique du Nord. Aucune espèce de ce genre n'habite l'Afrique. Nous avons vu plus haut que les Cestodes parasitant chaque genre d'hôte constituent des espèces nettement différentes et il est probable que cette faune a dû se différencier en des lieux très éloignés. Par conséquent, la spécificité actuelle des Cestodes parasites des Soricidae

européens peut être qualifiée de phylogénique et nous estimons qu'elle s'est établie peu à peu pendant l'évolution récente des hôtes eux-mêmes. L'écologie des Musaraignes n'a pas d'influence importante sur la spécificité des Cestodes étudiés dans ce travail puisque nous avons souvent capturé dans des trappes voisines des Musaraignes de genres différents avec leurs parasites spécifiques. Les facteurs écologiques sont par contre responsables de la variation des taux d'infestations que l'on remarque très nettement d'une localité à l'autre (voir pages 102-105). Ces observations s'opposent aux conclusions de PROKOPIC (75, 76), qui au contraire accorde une très grande importance à l'action des facteurs écologiques sur la spécificité parasitaire. Remarquons que l'auteur tchèque considère les endoparasites dans leur ensemble sans séparer les Cestodes, les Trématodes et les Nématodes. A notre avis, cette manière de procéder n'est pas judicieuse puisque l'on sait depuis longtemps que les Trématodes sont beaucoup moins spécifiques que les Cestodes.

De récents travaux ont montré que la Musaraigne carrelet *Sorex araneus* L. existe en Europe sous deux types chromosomiques différents, suffisamment séparés pour qu'une hybridation ne soit pas possible (MEYLAN, 1964). La majorité des *Sorex araneus* étudiés ici ont été examinés quant à leur type chromosomique (MEYLAN, 1965) et cet auteur a bien voulu nous communiquer ses observations encore inédites concernant d'autres Musaraignes dont il nous a remis les tubes digestifs. L'ensemble de ces données montre que les *Sorex araneus* de type chromosomique A vivent dans l'ouest de l'Europe; la limite passe par un axe reliant la Suisse aux Pays-Bas. Dans la zone limite, les types A et B coexistent. Les Musaraignes de type B habitent l'est et le nord de l'Europe de même que la Grande-Bretagne. Une seule espèce de Cestode, *Hymenolepis singularis*, a une distribution géographique qui se superpose presque exactement à celle des Musaraignes de type B. Les autres Cestodes parasitent indifféremment les hôtes des deux types cytologiques. Nous devons cependant ajouter que nous avons examiné 26 *Sorex araneus* de type A et 326 de type B; nous ne pouvons conclure qu'avec prudence. MEYLAN (64) pense que le type B est le plus primitif et que le type A s'est différencié à partir du premier au cours de la dernière glaciation; il se serait ensuite répandu après le retrait des glaciers. Il est évidemment tentant de supposer que *Hymenolepis singularis* s'est différencié chez des Musaraignes de type B, à partir de l'espèce proche *Hymenolepis schaldybini* (voir page 14), et qu'il s'est ensuite répandu avec ces Soricidae. Les hôtes de type A n'auraient ainsi pas encore eu le temps d'acquérir ce Cestode, sauf dans les régions où les deux formes coexistent. En effet, nous avons identifié *Hymenolepis singularis* chez une seule Musaraigne provenant de Makkinga (Pays-Bas), station de type A entourée de stations de type B. Notre hypothèse repose évidemment sur des bases encore fragiles, mais il nous semble significatif que *Hymenolepis singularis* n'ait jamais été signalé en France, pays situé presque entièrement dans la zone de distribution des *Sorex araneus* de type A.

De toute manière, il semble peu probable qu'une barrière physiologique empêche les hôtes de type A d'acquérir le Cestode en question, puisque toutes les autres espèces parasitent indifféremment les Musaraignes de types A et B.

TABLEAU 20

Sorex araneus L. (388 ind.)	*Sorex minutus* L. (24 ind.)
Hymenolepis diaphana	*Hymenolepis diaphana*
» *furcata*	» *furcata*
» *globosoides*	» *jacutensis*
» *infirma*	» *prolifer*
» *jacutensis*	» *schaldybini*
» *prolifer*	» *scutigera*
» *schaldybini*	» *spinulosa*
» *scutigera*	» *stefanskii*
» *singularis*	*Choanotaenia crassiscolex*
» *spinulosa*	
» *stefanskii*	*Sorex caecutiens* Laxmann (2 ind.)
» *tripartita*	*Hymenolepis diaphana*
Choanotaenia crassiscolex	» *schaldybini*
» *hepatica*	
Dilepis undula (immature)	*Crocidura russula* (Hermann) (94 ind.)
	Hymenolepis dodecacantha ?
Sorex alpinus Schinz (1 ind.)	» *pistillum*
Hymenolepis diaphana	» *scalaris*
» *schaldybini*	» *tiara*
» *spinulosa*	*Pseudhymenolepis redonica*
» *tripartita*	*Choanotaenia crassiscolex*
Choanotaenia crassiscolex	Larves *Tetrathyridium* (*Mesocestoides* sp.)
Crocidura leucodon (Hermann) (14 ind.)	*Crocidura suaveolens* (Pallas) (6 ind.)
Hymenolepis raillieti	*Hymenolepis brusatae*
» *tiara*	» *tiara*
» *uncinata*	
	Neomys fodiens (Pennant) (21 ind.)
Neomys anomalus Cabrera (8 ind.)	*Hymenolepis bifurca*
Hymenolepis bifurca	» *fodientis*
» *integra*	» *hamanni*
» *omissa*	» *integra*
	» *magnirostellata*
	» *omissa*
	Choanotaenia crassiscolex

IV. LA RÉPARTITION DES CESTODES PARASITES DE *SOREX ARANEUS* DANS LE TUBE DIGESTIF DE L'HÔTE

Le tube digestif de l'hôte constitue le véritable milieu écologique du Cestode adulte. Comme le remarque MAYR (102), les données relatives à ce sujet sont très peu nombreuses et nous n'en avons pas trouvées dans la bibliographie concernant notre travail. Dans le cas des Cestodes de Soricidae, ce problème se révèle d'autant plus intéressant que le nombre d'espèces parasites est élevé. Grâce à la méthode

de récolte du matériel (voir Introduction), nous avons pu réunir quelques indications puisque nous avons parfois trouvé des Cestodes fixés dans la muqueuse intestinale. Il nous a donc été facile de déterminer dans quelle portion de l'intestin vivent les Cestodes les plus fréquents. Du point de vue pratique, la région proximale du tube digestif est facilement reconnaissable sur l'intestin fixé *in toto* par la présence d'une partie de l'estomac et du canal cholédoque.

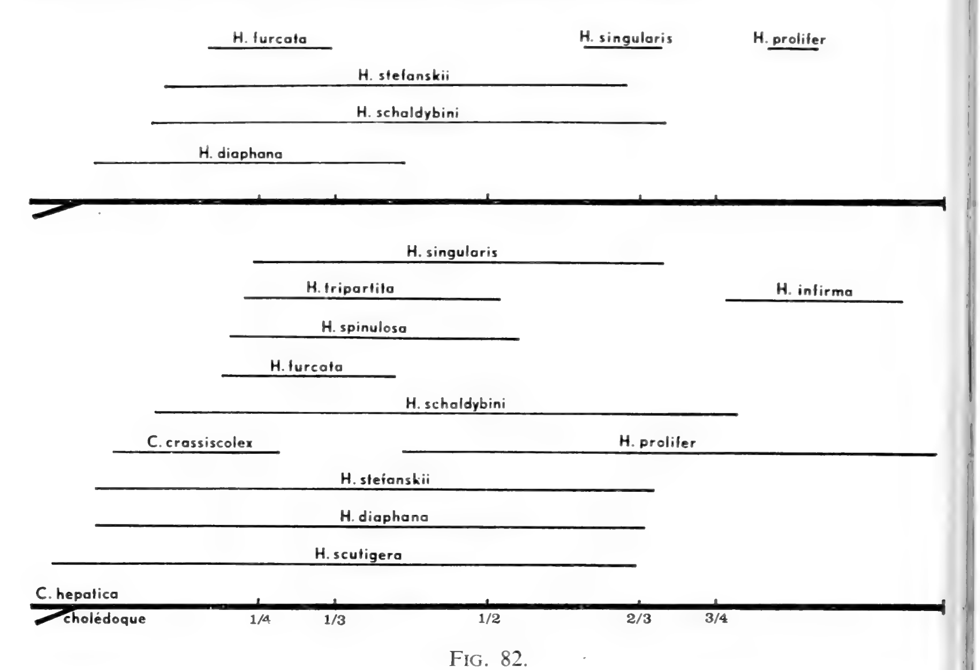


FIG. 82.

Représentation schématique de la répartition des Cestodes dans le tube digestif de *Sorex araneus*.
Bas — résumé de l'ensemble des résultats;
Haut — cas d'un *Sorex araneus* mâle adulte, capturé au Col de Bretolet.

L'ensemble de nos observations est résumé par la figure 82 (bas), qui regroupe toutes nos données concernant *Sorex araneus*. On voit nettement que les Cestodes vivent dans une portion plus ou moins étendue de l'intestin et qu'ils ne se fixent pas indifféremment n'importe où dans la muqueuse de cet organe. Comme on pouvait le supposer, les espèces que l'on rencontre en grand nombre chez un même hôte *(Hymenolepis diaphana, prolifer, schaldybini, scutigera, stefanskii)* occupent une portion plus grande de l'intestin que les espèces présentes en petit nombre *(Hymenolepis furcata, spinulosa, Choanotaenia crassiscolex)*. Il n'y a apparemment pas de compétition entre les Cestodes d'espèces ou de genres différents: la figure 82 (haut) concerne un *Sorex araneus* mâle adulte capturé au col de Bretolet, le 18.8.65. Parmi les 8 espèces de Cestodes parasitant cette Musaraigne, 6 ont pu être localisées dans le tube digestif. Le premier tiers de l'intestin héberge

TABLEAU 21

	H. schaldybini		*H. spinulosa*		*H. stefanskii*		*H. prolifer*		*H. infirma*		*H. diaphana*		*H. furcata*		*C. crassiscolex*	
H. scutigera	40	40	55	50	50	50	25	20	15	15	20	20	15	10	40	35
H. schaldybini			40	30	40	35	25	10	15	5	20	10	15	5	40	25
H. spinulosa					50	40	25	15	15	10	20	15	15	10	40	25
H. stefanskii							25	20	15	5	20	15	15	5	40	25
H. prolifer									15	5	20	10	15	5	25	15
H. infirma											15	0	15	5	15	5
H. diaphana													15	0	20	10
H. furcata															15	10

Colonne de gauche: % maximum théorique d'infestation simultanée par deux espèces.
Colonne de droite: % réel d'infestation simultanée par deux espèces.
Station: Jahlay (Belgique); 20 *Sorex araneus* capturés.

quatre espèces différentes, la partie médiane trois à quatre. Seul le dernier quart du tube digestif n'est habité que par *Hymenolepis prolifer*. Nous ne pouvons évidemment pas déterminer dans quel ordre l'hôte avait acquis ses différents parasites; peut-être qu'une infestation massive par une espèce donnée peut empêcher, ou du moins contrarier, l'établissement ultérieur d'autres parasites. Il serait très intéressant de procéder expérimentalement à de telles infestations.

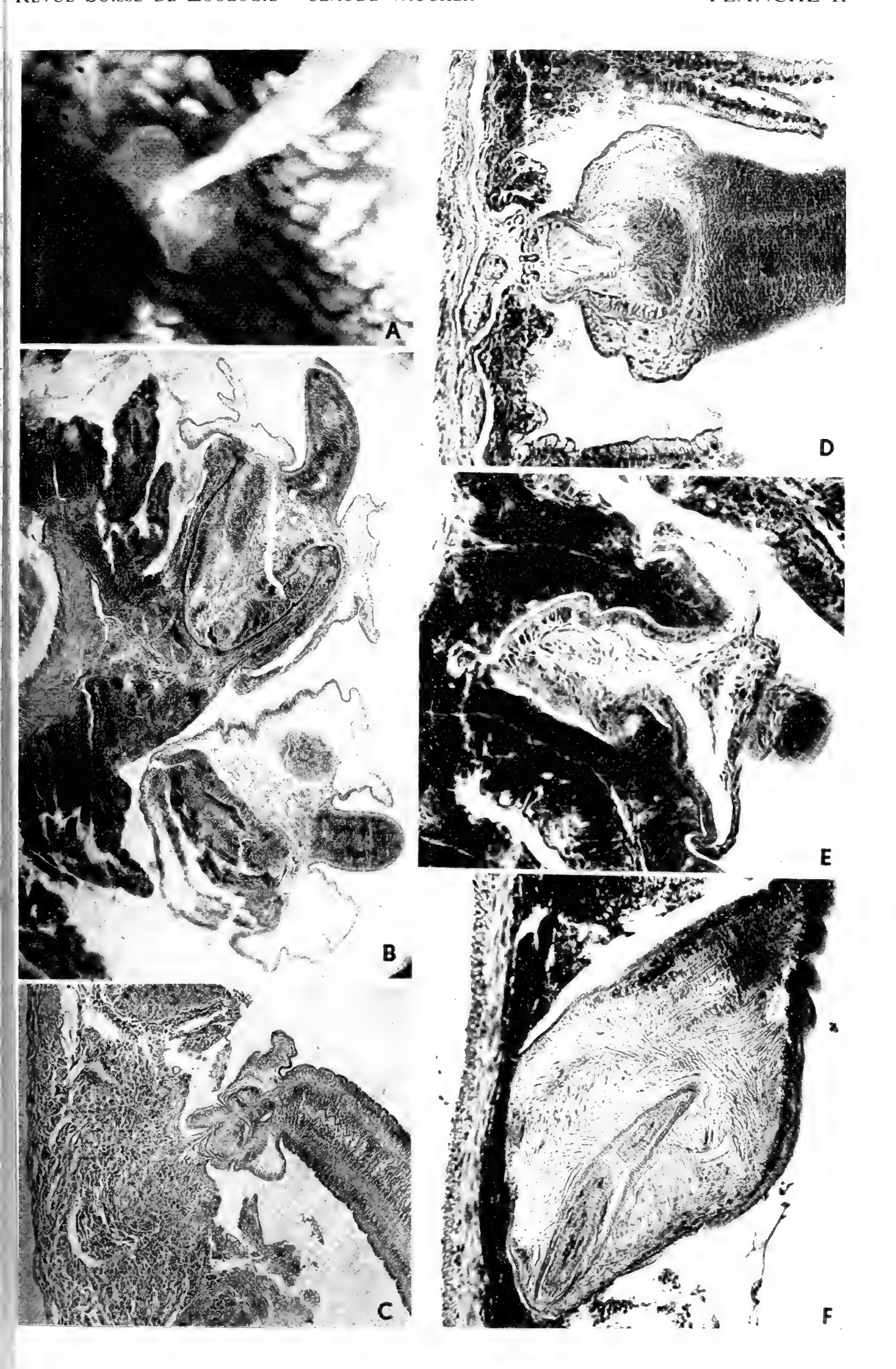
Nous avons envisagé ce problème d'une autre manière. Pour la station de Jahlay (B), nous avons calculé les pourcentages d'infestation par chaque espèce de Cestodes, puis ceux concernant les infestations simultanées en comparant toutes les espèces deux à deux. Nous avons finalement relevé les pourcentages théoriques maxima d'infestations simultanées. Les résultats sont réunis dans le tableau 21. Si une compétition entre les espèces se produisait, nous devrions trouver un écart important entre les pourcentages théoriques maxima et les pourcentages réels. Or ce n'est pas le cas puisque nous avons, par exemple, des pourcentages égaux pour l'association *Hymenolepis scutigera-stefanskii* et très voisins pour *Hymenolepis scutigera-spinulosa*. Ces trois espèces vivent précisément dans la même portion de l'intestin (fig. 82 (bas). D'autre part, des écarts importants entre ces pourcentages concernent aussi bien des espèces fixées dans la même portion du tube digestif *(Hymenolepis diaphana-furcata)* que des espèces nettement séparées dans l'intestin *(Hymenolepis infirma-diaphana)*. Il n'est donc pas possible de mettre en évidence actuellement une compétition entre les différentes espèces de Cestodes parasitant *Sorex araneus*. Nos données relatives aux autres Soricidae sont trop peu nombreuses pour nous permettre d'envisager le cas des *Crocidura* et des *Neomys*.

V. ACTION PATHOGÈNE DES CESTODES DE SORICIDAE

Les Musaraignes sont très souvent parasitées par un grand nombre de Cestodes: lors de fortes infestations par *Hymenolepis prolifer* (qui possède une

---

A et B: *Hymenolepis globosoides* (Soltys, 1954), scolex en place dans la muqueuse de l'hôte. On voit nettement que les ventouses s'ouvrent à l'avant du scolex et que les villosités sont aspirées jusqu'à la base dans la cavité de la ventouse. C: scolex en place de *H. furcata* (Stieda, 1862). La muqueuse de l'intestin est complètement détruite et le Ver est fixé dans la sous-muqueuse. Les tissus de l'hôte sont pincés entre le rostre et sa gaine. D: *H. schaldybini* (Spassky, 1947). Le mode de fixation diffère du précédent: seuls les crochets assurent la fixation du parasite. La muqueuse est détruite également, mais sur une surface plus restreinte et il n'y a presque pas de réaction tissulaire. E: scolex de *H. tripartita* (Zarnowski, 1955). Le scolex est fixé par les ventouses sans qu'il ne se produise de destruction de la muqueuse ou de réaction des tissus de l'hôte. F: *Choanotaenia crassiscolex* (von Linstow, 1890). Le scolex provoque ici également une destruction de la muqueuse, due avant tout à l'action des ventouses; le rostre ne semble pas prendre une grande part dans la fixation du parasite. Le Ver se tient obliquement par rapport à la surface intestinale et non pas perpendiculairement.


A
B
C
D
E
F

forme larvaire bourgeonnante), nous avons estimé la densité des Vers à environ 800 par cm^2 de surface intestinale et un nombre total de parasites d'environ 3'000. Stammer (100) indique pour cette espèce un nombre d'individus encore beaucoup plus considérable, plus de 20'000. D'après nos observations, ce chiffre doit être considéré comme absolument exceptionnel. La plus forte infestation par *Hymenolepis diaphana* que nous avons pu constater était d'environ 1'500 Vers. On peut donc se demander quelle est l'action pathogène de ces Cestodes. Dans le cadre de ce travail, le problème ne pourra être envisagé que du point de vue morphologique.

Les petits Cestodes inermes *(Hymenolepis diaphana, tripartita, infirma)* n'ont pas d'action destructrice sur la muqueuse intestinale. Les scolex sont fixés uniquement par des ventouses peu profondes et peu musclées (pl. II E). Au contraire, *Hymenolepis globosoides*, grande espèce inerme, provoque une destruction très visible des villosités, probablement parce que les ventouses, ouvertes en avant du scolex, aspirent les villosités jusqu'à leur base (pl. II B). Toutes les espèces armées que nous avons étudiées montrent une action plus ou moins intense sur la muqueuse à l'endroit où elles sont fixées. *Hymenolepis schaldybini*, par exemple, provoque la disparition de la muqueuse au niveau du rostre tandis que les crochets sont implantés dans la sous-muqueuse (pl. II D). Ce cas est tout à fait comparable à celui de *Hymenolepis dodecacantha* tel que le décrit Baer (7). *Hymenolepis furcata* provoque des dommages beaucoup plus considérables: la muqueuse est détruite sur une surface comparativement plus grande autour du scolex tandis que la sous-muqueuse et la musculature montrent une croissance désordonnée à l'endroit de fixation (pl. II C). Dans le cas de *Hymenolepis integra*, Baer (5) a signalé une destruction encore plus marquée de la muqueuse, puisqu'il y a nécrose des tissus pincés entre le rostre et sa gaine. *Hymenolepis omissa* a une action beaucoup moins importante en raison de la très petite taille de son rostre.

D'après nos observations, *Hymenolepis schaldybini* provoque la destruction d'une surface de muqueuse d'environ 0,05 mm^2; dans le cas de *Hymenolepis furcata*, il s'agit d'environ 0,16 mm^2. Comme la surface d'un intestin de *Sorex araneus* [1] est d'environ 1'200 mm^2, il faut environ 70 *Hymenolepis furcata* pour provoquer la destruction de 1% de la muqueuse. Ce Cestode, cependant, ne dépasse guère le nombre de 20 individus par Musaraigne. 600 *Hymenolepis prolifer* endommagent une surface de muqueuse identique; une forte infestation de 3'000 individus provoque donc la destruction de 5% de la surface intestinale, ce qui n'est pas négligeable.

---

[1] Mesures prises sur des intestins conservés au formol et contenant les Vers que nous avons étudiés sur coupes.

VI. COMPARAISON DE LA FAUNE PARASITE DES *SOREX ARANEUS* JEUNES ET ADULTES

L'étude de ce problème a déjà été entreprise par Kisielewska (49) dans un très intéressant travail pousuivi pendant plusieurs années dans la réserve polonaise de Bialowieza et fondé sur l'étude de 2030 *Sorex araneus*. Par conséquent, nous nous contenterons de comparer les résultats de l'auteur polonais avec ceux que nous avons obtenus pour la station de Col de Bretolet (VS) [1]. De récentes trouvailles d'hôtes intermédiaires permettent d'autre part d'expliquer plusieurs particularités relevées par Kisielewska (49).

A Bialowieza, *Hymenolepis scutigera* infeste principalement les jeunes *Sorex araneus* capturés en juin; Kisielewska (49) observe que le taux d'infestation diminue ensuite sensiblement jusqu'à l'hiver pour s'accroître à nouveau pendant le printemps et l'été suivant, alors que les Musaraignes de cette génération sont déjà des adultes âgés (*Sorex araneus* ne vit guère plus de 18 mois, Crowcroft, 21). L'auteur polonais en concluait que l'hôte intermédiaire devait être un Invertébré fréquemment absorbé par les très jeunes Musaraignes. Quentin et Beaucournu (83) ont démontré que l'hôte intermédiaire de ce Cestode est un Siphonaptère. Comme ces ectoparasites se développent dans le nid de l'Insectivore, il est bien compréhensible que les très jeunes *Sorex* ont beaucoup plus de chances de s'infester que les Musaraignes qui ont quitté le nid. Il serait intéressant de savoir si les femelles adultes de *Sorex* sont plus fréquemment infestées par ce Cestode que les mâles, qui ne s'occupent pas de l'élevage des jeunes. Nos observations confirment celles de Kisielewska (49) puisque nous trouvons pour la station du Col de Bretolet 30% de jeunes *Sorex* parasités par *Hymenolepis scutigera* et 24% chez les *Sorex* adultes.

Le cas de *Hymenolepis spinulosa* est semblable à celui de *Hymenolepis scutigera :* taux d'infestation plus élevé chez les jeunes *Sorex* que chez les adultes. L'hôte intermédiaire étant un Collembole (Prokopic, 80), il est également facile de comprendre que les très jeunes Musaraignes ont plus de chance de s'infester avec ce parasite que les adultes. Nos observations sur cette espèce sont identiques à celles de Kisielewska (49).

Hymenolepis prolifer parasite 18% des *Sorex* adultes au Col de Bretolet et 51% des *Sorex* jeunes. Or Kisielewska (49) observe au contraire une augmentation régulière de l'infestation par ce Cestode avec l'âge des hôtes. Nous ne voyons guère, pour l'instant, comment expliquer cette contradiction. Rappelons cependant que *Hymenolepis prolifer* évolue chez *Glomeris* et chez *Craspedosoma*

---

[1] 17 *Sorex araneus* adultes et 24 jeunes piégés entre fin août et fin septembre, en 1965, 1966, 1968 et 1969.

(Diplopodes); les conditions écologiques peuvent favoriser en certaines localités l'un de ces deux genres de Diplopodes, qui n'entreraient pas pour une part identique dans la nourriture des jeunes Musaraignes. Il est curieux en effet de constater que les *Glomeris* ne sont guère mangés par les *Sorex* maintenus en captivité tant qu'ils disposent d'une autre nourriture (Crowcroft, 1921).

Hymenolepis diaphana et *schaldybini*, dont les hôtes intermédiaires sont des Coléoptères, infestent plus fortement les Musaraignes adultes que les jeunes, selon les observations de Kisielewska et les nôtres. Il n'est pas impossible que les *Sorex* adultes aient plus de facilité à maîtriser les gros Coléoptères et qu'ils s'infestent en conséquence. L'auteur polonais observe des taux d'infestation identiques pour *Hymenolepis furcata*, dont l'hôte intermédiaire est un Coléoptère ou un Orthoptère. Nos observations concernant cette espèce ne sont guère significatives.

Au Col de Bretolet, *Hymenolepis stefanskii* parasite 71% des *Sorex* adultes et 26% des jeunes. Le cycle évolutif de ce Ver n'est pas encore connu de sorte que l'écart entre les pourcentages cités ne peut pas être expliqué. Par sa répartition géographique, *Hymenolepis stefanskii* se rapproche de *Hymenolepis prolifer*. Il serait donc tentant de supposer que l'hôte intermédiaire est également un Diplopode. Mais, dans ce cas, on devrait trouver des pourcentages d'infestation comparables à ceux de *Hymenolepis prolifer*.

Choanotaenia crassiscolex, dont l'hôte intermédiaire est un Mollusque, infeste à Bialowieza aussi bien les Musaraignes jeunes que les adultes. Kisielewska (49) observe cependant une nette diminution du taux d'infestation pendant l'hiver. Cela est bien compréhensible puisque la mauvaise saison constitue une période de faible activité pour les Mollusques. Au Col de Bretolet, les jeunes Musaraignes sont plus fortement infestées par ce Cestode que les adultes. Les Mollusques seraient-ils des proies plus appréciées par les jeunes Musaraignes ? Les observations de Kisielewska (49) montrent que les Carrelets adultes, qui ont perdu pendant l'hiver les *Choanotaenia* acquis lors de leur premier été, sont victimes d'une nouvelle infestation le printemps suivant. L'auteur en conclut que les Mollusques forment une nourriture presque fondamentale pour les Sorex.

Il est intéressant de constater que les Cestodes de Musaraignes doivent avoir une existence assez courte. En effet, nous venons de voir que les Vers acquis par les jeunes Musaraignes ont disparu au moment où les hôtes sont devenus adultes, le printemps suivant l'année de leur naissance. Les courbes de fréquence d'infestation publiées par Kisielewska (49) sont très significatives, surtout celles se rapportant à *Hymenolepis scutigera*, *spinulosa* et *Choanotaenia crassiscolex*.

VII. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES CESTODES PARASITES DE MUSARAIGNES EN EUROPE

Il n'y a apparemment pas de raison pour que la répartition géographique des parasites soit différente de celle des hôtes, à moins que des conditions écologiques particulières n'excluent la présence de certains hôtes intermédiaires dans quelques régions de l'aire de distribution. Il se pourrait aussi que des sous-espèces ou des variétés d'hôtes soient réfractaires à l'un ou l'autre parasite. Ou bien encore, il n'est pas impossible qu'un parasite n'ait pas encore eu le temps de se répandre dans toute l'aire de distribution de l'hôte. Nous avons déjà discuté la possibilité d'un tel phénomène à propos de *Hymenolepis singularis* (page 88).

Nous avons établi cette distribution géographique sur la base des données de la bibliographie et d'après nos propres observations. Les numéros des localités se rapportent à la carte de la figure 83. Lorsque le chiffre est suivi d'un point d'interrogation, cela signifie qu'il y a doute sur la localité elle-même ou sur la détermination du parasite (voir le chapitre systématique correspondant).

I. **Hymenolepididae**

A. Parasites de *Sorex*

1. Espèces fréquentes et très répandues.

Hymenolepis diaphana: localités n° 13, 18-20, 22, 23, 36-38, 40, 41, 47-49, 51-53, 56-58, 60-66, 68, 72-78, 80-85, 90, 92.

REMARQUE: chose curieuse, cette espèce n'avait encore jamais été trouvée en France.

Hymenolepis furcata: localités n° 18, 19, 21, 23, 24, 31, 32, 36-38, 41, 42 ?, 43, 45, 50, 53, 56, 61, 65, 67, 72-75, 77, 78, 80-83, 87, 89, 92.

Hymenolepis schaldybini: localités n° 13, 17-19, 22-24, 29, 36-38, 40, 41 ?, 45-48, 50, 53, 54, 56-58, 61, 62, 64, 66-68, 72-74, 75 ?, 77, 78, 80-83, 85, 87-90, 92-95 ?, 96, 97.

REMARQUE: malgré une certaine imprécision due à la confusion avec *Hymenolepis singularis*, la répartition géographique de ce parasite s'avère très vaste.

Hymenolepis scutigera: localités n° 13, 15, 16, 18, 19, 22-27, 33, 36-41, 44-52, 56-58, 60, 62, 64, 67, 72, 74, 77, 78, 80-83, 87-90, 92-95.

REMARQUE: cette espèce est la plus fréquente parmi les *Hymenolepis* de *Sorex*. Cela provient sans doute du fait que l'hôte intermédiaire est un Siphonaptère. Les conditions écologiques locales n'ont donc qu'une influence minime sur le déroulement du cycle de ce Cestode.

Hymenolepis singularis : localités n° 13, 18, 19, 23, 36, 41 ?, 44-47, 49, 51 ?, 53 ?, 54 ?, 56 ?, 57 ?, 61 ?, 62 ?, 64 ?, 66 ?, 72-74, 75 ?, 76, 77, 81-83, 87, 90, 93-95 ?.

REMARQUE: la distribution géographique de *Hymenolepis singularis* est encore assez imprécise en raison de la confusion avec *Hymenolepis schaldybini.* Ce Cestode n'a été trouvé en France que dans le département des Hautes-Alpes. Sa distribution géographique se superpose presque exactement à celle des *Sorex araneus* de type chromosomique B (voir page 88).

Hymenolepis spinulosa : localités n° 18, 19, 23, 24, 26, 27, 37-39, 41, 45, 49-51, 56-58, 61-64, 67, 70, 73, 74-83, 88-90, 93.

2. Espèces peu fréquentes mais probablement disséminées dans toute l'aire de répartition des hôtes.

Hymenolepis globosoides : localités n° 6, 37, 45, 52 ?, 53 ?, 56 ?, 57 ?, 74, 81, 87.

REMARQUE: la distribution géographique de ce Cestode est encore fort imprécise en raison de la confusion avec l'espèce proche parasite de *Neomys* (*Hymenolepis fodientis*).

Hymenolepis infirma : localités n° 13, 18, 19, 22, 23, 37, 44, 64, 72, 75, 81, 82, 87, 89.

FIG. 83.

Carte de répartition des lieux de piégeages de Soricidae en Europe en vue d'études parasitologiques (Cestodes). Les cercles concernent les données originales et les carrés se rapportent aux sources bibliographiques; voir également le Tableau 1. Dans la légende ci-dessous, les localités des auteurs sont écrites en romain et suivies du numéro de renvoi à la bibliographie. Les localités correspondant aux données originales sont *en italique.*

1 – Rabat (23). **2** – *Kenitra.* **3** – *Olzai.* **4** – *Sassari.* **5** – *Banyuls.* **6** – Cerdagne (27). **7** – Moulis (42). **8** – *Caudebronde, Cuxac-Cabardes, Villardonnel.* **9** – *Cannes et Clairan.* **10** – *Valensole.* **11** – *Agay/St-Raphaël.* **12** – *Venanson.* **13** – *Les Alberts/Briançon.* **14** – Grande-Chartreuse, Grenoble (36). **15** – Seilhac (83). **16** – Gannat, Charmes (10, 39, 41). **17** – environs de Genève (3, 5, 10, 38, 107). **18** – *Arzier, Duillier, La Givrine/St-Cergue, Pré-Rodet/Le Brassus, Mimorey, Trélex, Bois de Chênes/Genolier, Prangins.* **19** – *Col de Bretolet,* Champéry (3), La Sage (5). **20** – *Marsens.* **21** – *Gudo, Brusata.* **22** – *Sion, St-Gothard.* **23** – *Areuse, Bôle, le Cachot, La Chaux-du-Milieu, Cudrefin, Le Fanel/Marin, Gals, Lignières, Neuchâtel.* **24** – *Courtelary, Ste-Ursanne.* **25** – *Buffalora.* **26** – *Garmisch-Partenkirchen.* **27** – Buré d'Orval (37). **28** – Maxey-sur-Vaise (36). **29** – Richelieu (22). **30** – Rozoy-sur-Serre (39). **31** – Fontainebleau, Samois (35, 36). **32** – St-Cloud, Beauvais (36). **33** – Rennes (25), *Amanlis, l'Hermitage.* **34** – St-Briac (83). **35** – *Roscoff.* **36** – *Oostvoorne.* **37** – *Jahlay.* **38** – *Azoudange.* **39** – *Kolbsheim.* **40** – *Ludwigsburg.* **41** – Eriangen (100). **42** – Naturpark Hoher Vogelsberg (15); Giessen (101). **43** – Göttingen (59, 60, 61). **44** – *Clausthal-Zellerfeld.* **45** – *Makkinga.* **46** – *Bjaerghuse.* **47** – *Dannau.* **48** – *Gadevang/Hilleröd.* **49** – *Gorkø.* **50** – *Turew/Poznan* (70). **51** – Monts des Géants, Monts Métallifères. **52** – Ouest de la Bohême. **53** – Monts Sumava. **54** – Centre de la Bohême. **55** – Prague (10). **56** – Sud de la Bohême. **57** – Sud-Ouest de la Moravie. **58** – *Studenec.* **59** – Monts Jeseniky. **60** – Nord de la Moravie. **61** – Carpathes-Blanches. **62** – Sud de la Slovaquie. **63** – Monts Beskides. **64** – Hautes-Tatras, *Zuberec.* **65** – Basses Tatras. **66** – Est de la Slovaquie; pour les n° 51-54, 56, 57, 59-66, références bibliographiques 50, 67, 71-74, 77-81. **67** – *Neusiedl.* **68** – Bakony, Kisbalaton, Hongrie sans indication précise (26, 51, 52). **69** – Rucar (17). **70** – Reci (18). **71** – Dobroudja (16). **72** – Pulawy (109, 110). **73** – Kampinos (85, 86). **74** – Bialowieza (orig. + 43-48, 93, 94). **75** – Biélorussie (1). **76** – Novgorod (19, 20). **77** – *Vedasa.* **78** – *Dillnäs.* **79** – *Onsvik/Ile d'Aland.* **80** – *Siikava.* **81** – *Siilinjärvi.* **82** – *Niva/Kuhmo* **83** – *Hirvas/Rovaniemi.* **84** – *Mutenia.* **85** – *Inari.* **86** – *Skoganvarre.* **87** – *Olderdalen.* **88** – *Majavatn.* **89** – *Geilo.* **90** – *Helle.* **91** – Surrey (84). **92** – Oxford (11). **93** – Bristol (91). **94** – Skomer Island (55). **95** – Aberystwyth (55). **96** – Yorkshire (13). **97** – Westmoreland (13). **98** – Edinburgh (54).

Remarque: *Hymenolepis infirma* n'a pas été signalé jusqu'ici en Grande-Bretagne, en France et en Tchécoslovaquie.

Hymenolepis tripartita : localités n° 19, 53, 72-74, 77, 81-83, 87-90.

Remarque: nous avons identifié ce Cestode en Suisse, en Scandinavie et il n'est signalé dans la bibliographie qu'en Pologne et en Tchécoslovaquie.



Hymenolepis jacutensis : localités n° 19, 37, 42.

Remarque: la distribution géographique de cet Helminthe semble très discontinue puisqu'elle ne comprend que les trois localités ci-dessus plus celle de la description originale (République de Yacoutie, URSS). L'espèce est d'autre part très peu abondante dans les stations où nous l'avons identifiée: une fois sur 20 *Sorex araneus* à Jahlay et une fois sur 45 *Sorex araneus* et *minutus* au Col de Bretolet.

3. Espèces fréquentes, mais seulement dans une partie de l'aire de distribution des hôtes.

Hymenolepis prolifer : localités nº 12-14, 18, 19, 21, 23, 24, 28, 31, 32, 37, 38, 41, 44, 45, 47, 64, 72-74, 95.

REMARQUE: ce Cestode est totalement absent de Scandinavie (143 *Sorex* étudiés). Cela provient sans doute du fait que les Diplopodes, hôtes intermédiaires de cette espèce, sont beaucoup moins bien représentés en Scandinavie qu'en Europe continentale (VERHOEFF, 105).

Hymenolepis stefanskii : localités nº 13, 17-20, 22-24, 37, 72, 73, 80.

REMARQUE: la répartition géographique de *Hymenolepis stefanskii* présente une grande analogie avec celle de *Hymenolepis prolifer :* l'espèce est presque totalement absente de Scandinavie (une seule localité dans le sud de la Finlande, Siikava). Ce Cestode n'a pas encore été signalé avec certitude en Tchécoslovaquie ni en France.

B. Parasites de *Crocidura*

Hymenolepis brusatae : localités nº 21 et 54.

REMARQUE: la répartition géographique de cette espèce est encore très mal connue puisqu'elle ne comprend actuellement que la Suisse (Tessin), la Tchécoslovaquie et le Tadjikistan!

Hymenolepis dodecacantha ?: localités nº 3, 7, 8.

REMARQUE: ce Cestode, dont la position systématique n'est pas encore suffisamment éclaircie et que nous rapprochons de *Hymenolepis dodecacantha* BAER, 1925 (voir page 48), a été identifié dans du matériel provenant de Sardaigne et du Midi de la France. Une forme larvaire avec des crochets identiques a été signalée près de Moulis (JUBERTHIE-JUPEAU et TABACARU, 42).

Hymenolepis pistillum : localités nº 4, 5, 8-10, 17, 18, 23, 34, 71.

REMARQUE: fréquent en France et en Suisse, ce parasite a encore été trouvé en Roumanie. Il est évidemment difficile de savoir s'il est véritablement absent du reste de l'aire de répartition des *Crocidura* en Europe.

Hymenolepis raillieti : localités nº 16, 30, 40.

REMARQUE: il n'existe dans la bibliographie que deux données relatives à cette espèce; nous ne l'avons trouvée qu'une seule fois. Il serait cependant surprenant que ce Cestode n'existe que dans ces trois localités!

Hymenolepis scalaris : localités nº 16-18, 23, 24, 33, 38, 43, 50, 68.

REMARQUE: c'est l'un des plus fréquents parasites de *Crocidura*, répandu apparemment dans une très grande partie de l'aire de distribution de ces Insectivores.

Hymenolepis tiara : localités n° 8, 18, 21, 24, 32, 33, 40, 50 ?, 63 ?.

REMARQUE: d'après les données actuellement disponibles, *Hymenolepis tiara* ne semble présent que dans le centre et l'ouest de l'Europe. En Europe centrale, il a été signalé chez *Neomys* en Tchécoslovaquie et en Pologne. De nouvelles précisions seraient souhaitables puisqu'il s'agit d'un hôte aberrant pour ce Cestode. Rappelons aussi que l'espèce a été trouvée chez des *Crocidura* africaines; aucune différence anatomique ne permet de différencier les parasites africains des exemplaires européens.

Hymenolepis uncinata : localités n° 16, 17, 19, 40, 41, 42 ?, 43 ?, 71, 72 ?

REMARQUE: les données sûres concernant ce parasite n'abondent pas! Les indications de STIEDA (101) et VON LINSTOW (56) sont incertaines étant donnée l'absence de précisions sur l'endroit de capture ou une indication d'hôte qui ne correspond pas à nos observations. Voir également le cas du matériel décrit par ZARNOWSKI (110), page 55.

Pseudhymenolepis redonica : localités n° 1, 3-5, 8-10, 16-18, 23, 29, 32, 33.

REMARQUE: répandue dans le sud et l'ouest de l'Europe, signalée au Maroc, cette espèce n'a pas été identifiée dans le reste de l'aire de répartition des *Crocidura*. C'est d'autant plus surprenant que l'hôte intermédiaire est un Siphonaptère; nous avons vu que *Hymenolepis scutigera*, qui évolue aussi chez les Puces, est au contraire très répandu chez les *Sorex*.

C. Parasites de *Neomys*

Si de nombreuses publications permettent de se faire une idée de la répartition des Cestodes parasites de *Neomys* en Europe continentale, il n'en va pas de même pour la Scandinavie. En effet, aucune publication concernant cette région n'a pu être trouvée et nos propres piégeages (9 *Neomys* seulement) ne nous ont fourni aucun Cestode à scolex armé. Il serait donc prématuré de conclure que seule l'espèce inerme *Hymenolepis fodientis* parasite les Musaraignes aquatiques de Scandinavie.

Hymenolepis bifurca : localités n° 7, 23, 43, 53, 63-66, 68, 74.

REMARQUE: il s'agit d'une espèce assez peu fréquente mais pourtant répandue des Pyrénées à la Pologne.

Hymenolepis fodientis : localités n° 6, 17, 23, 53 ?, 63 ?, 64 ?, 65 ?, 74 ?

REMARQUE: la distribution géographique de ce Cestode est encore très peu précise en raison de la confusion avec *Hymenolepis globosoides*.

Hymenolepis hamanni : localités n° 16, 17, 23, 26, 41, 43, 53, 55, 56, 60,61, 63-66.

Hymenolepis integra : localités n° 7, 16-18, 22, 23, 26, 29, 32, 41, 43, 51-53, 55, 59, 61, 62, 64-66, 75, 98.

REMARQUE: c'est le Cestode le plus fréquemment signalé chez les Musaraignes aquatiques.

Hymenolepis omissa: localités n° 7, 16-18, 23, 26, 41, 53, 55, 63-66, 74.

II. **Dilepididae**

Choanotaenia crassiscolex: localités n° 12, 13, 17-28, 36-41, 44-46, 48-54, 56, 59, 61-68, 72-84, 86-97.

REMARQUE: comme nous l'avions déjà signalé auparavant (VAUCHER et HUNKELER (104), ce Cestode est extrêmement répandu. C'est aussi l'espèce la plus fréquemment citée dans la bibliographie.

Choanotaenia hepatica: localités n° 18, 19, 21, 23, 37, 41, 53, 56-58, 64, 65, 72, 74, 75, 77, 82, 88, 90.

REMARQUE: ce parasite est beaucoup moins fréquent que le précédent. On le trouve néanmoins dans presque toute l'aire de répartition des hôtes *(Sorex).*

VIII. ESSAI DE CLASSIFICATION DE QUELQUES LOCALITÉS DE PIÉGEAGES DE LA MUSARAIGNE CARRELET *SOREX ARANEUS*

Le chapitre que nous avons consacré à la répartition géographique des Cestodes de Soricidae montre que ces Vers sont généralement largement répandus dans l'aire de distribution des hôtes. Il n'est donc guère possible, sur la base de la présence ou de l'absence des différentes espèces, de trouver une parenté entre les différentes localités de piégeages. Il serait cependant étonnant que les caractéristiques écologiques de la station n'aient pas d'influence sur la faune parasitologique puisque les Invertébrés hôtes intermédiaires sont beaucoup plus dépendants du milieu naturel que les Musaraignes elles-mêmes. Nous avons par conséquent tenté de grouper quelques localités étudiées en utilisant comme critère l'abondance des différents Cestodes dans chaque station. Nous avons utilisé la méthode de classification proposée par MOUNTFORD (69) dans l'étude de la faune du sol et reprise par MORRIS (68) pour l'étude d'Insectes Hétéroptères aquatiques *(Corixidae).* Cette analyse est fondée sur la comparaison de toutes les stations deux à deux, ce qui conduit à calculer dans chaque cas un indice de similarité: soit a, b, c les % d'infestation par trois espèces de Cestodes dans une première station et a′, b′, c′, les % d'infestation correspondants pour une deuxième station. L'indice de similarité se calcule comme suit:

$$\text{indice} = \frac{(a.a' + b.b' + c.c')^2}{(a^2 + b^2 + c^2).\,(a'^2 + b'^2 + c'^2)}$$

Plusieurs autres méthodes de calcul d'un tel indice ont déjà été proposées par

divers écologistes (MOUNTFORD, 69); celle qui a été choisie par cet auteur a l'avantage d'être très peu dépendante de la grandeur relative des différents échantillonages que l'on compare. Pour plus de sûreté, nous n'avons utilisé que des valeurs converties en %. Dans l'équation ci-dessus, la valeur de l'indice est égale à 1 si les deux stations comparées sont absolument identiques et 0 si aucune espèce de Cestode n'existe en commun dans ces deux stations. Par conséquent, plus l'indice est proche de 1, plus les localités en question sont semblables.

Lorsque tous les indices sont calculés, on combine les deux valeurs les plus élevées (correspondant aux deux stations présentant le plus d'affinités) et l'on calcule les nouveaux indices entre ce groupe de deux stations et les autres, et ainsi de suite. Cela permet d'établir une représentation graphique (dendrogramme); la figure 84 représente celui que nous avons obtenu pour la comparaison de 17 localités de piégeages.

Afin de vérifier si cette analyse était applicable à une étude parasitologique, nous avons considéré les résultats de trois séries de piégeages au Col de Bretolet pendant les automnes 1965, 1966 et 1968 comme des stations distinctes; nous devions nous attendre à les retrouver groupées à des niveaux élevés sur notre dendrogramme, ce qui est bien le cas. Il apparaît cependant que l'année 1968 est assez séparée des deux précédentes, ce qui peut dans une certaine mesure s'expliquer par le nombre relativement restreint de Musaraignes capturées. Cependant, RYBICKA (87) signale que des différences importantes peuvent apparaître dans la composition de la faune de Cestodes parasites de *Sorex araneus*. D'après l'auteur polonais, l'abondance des précipitations joue un rôle prépondérant dans ce cas. Au Col de Bretolet, situé à 1923 m, la durée de l'enneigement a peut-être une influence encore plus importante sur la faune d'Invertébrés hôtes intermédiaires.

Trois localités sont étroitement groupées: Azoudange (Moselle, France, altitude: env. 250 m), Cudrefin (VD, 430 m) et Pré-Rodet/Le Brassus (VD, 1040 m). Or ces trois stations sont situées du point de vue phytosociologique dans des bas-marais, à proximité d'étangs d'élevages de Poissons, d'un lac ou d'un cours d'eau à faible courant. Il apparaît donc que le milieu « bas-marais » permet le développement d'une faune parasite de Cestodes très caractéristique, du moins chez *Sorex araneus*.

Deux stations apparentées sur le dendrogramme, Oostvoorne (Hollande) et Bjaerghuse (Danemark) sont situées à proximité immédiate de dunes au bord de la mer du Nord. Là aussi, nous avons affaire à une faune de Vers particulière, surtout caractérisée par le faible nombre d'espèces présentes. A ce groupe se rattache une localité norvégienne (Geilo). Dans ce cas, le groupement n'est pas significatif, car nous avons piégé à proximité d'un hôtel, le long d'un ruisseau fortement pollué, dans un biotope vraiment peu naturel!

Les deux stations finlandaises de Niva et Siilinjärvi sont également étroitement apparentées. Dans les deux cas, nous avions capturé des Musaraignes près d'un

lac ou d'un cours d'eau entouré de la taïga. La localité de Vedasa (Suède) est assez proche des deux précédentes; nous avions également piégé à proximité d'un lac et dans les bois environnants.

Le dendrogramme montre cependant d'autres cas de similitudes plus difficiles à expliquer, par exemple celui de Venanson (Alpes-Maritimes, 1160 m) et Zuberec

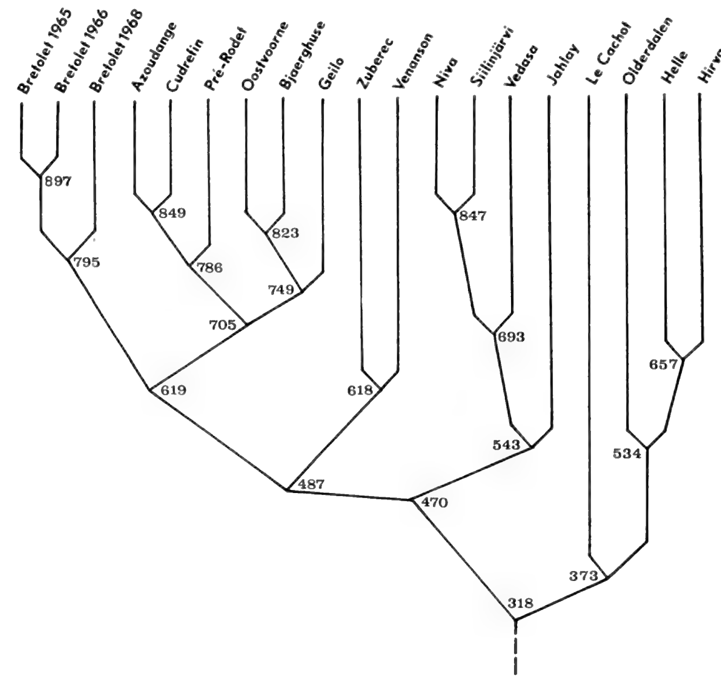


Fig. 84

Dendrogramme illustrant la classification de quelques localités de piégeages de *Sorex araneus* selon la méthode de Mountford (69). Autres explications dans le texte. Pour éviter les décimales, les indices de similarité sont multipliés par mille.

(à proximité des Hautes-Tatras, env. 700 m). Il est vrai que le degré de parenté est assez éloigné puisque de 0,618 seulement. Nous ne comprenons guère pourquoi ces deux stations de montagne sont si éloignées (0,487) de celle du Col de Bretolet dans les Alpes valaisannes; ce col est cependant situé à une altitude plus élevée: 1920 m.

Au groupe Niva-Siilinjärvi-Vedesa se rattache encore la station de Jahlay dans les Ardennes. Il est également difficile d'expliquer le pourquoi de ce groupement sinon par la transformation due à l'homme du biotope primitif.

Il est enfin très intéressant de constater que la faune parasite des *Sorex araneus* capturées en bordure d'une tourbière du Jura neuchâtelois (Le Cachot/La Chaux-du-Milieu) offre plus d'analogies avec celle des Musaraignes capturées

en Laponie norvégienne qu'avec celle des hôtes habitant les bas-marais ou même les Alpes suisses.

En conclusion, nous pouvons dire que la méthode de classification proposée par MOUNTFORD (69) pour les Invertébrés libres peut s'appliquer avec succès à une étude parasitologique avec d'autant plus de valeur que le nombre d'hôtes étudié est élevé. De même, la composition de la faune des parasites de *Sorex araneus*, mais aussi sans doute des autres Soricidae ou même des Micromammifères, dépend étroitement des caractéristiques écologiques des localités de piégeages.

REMERCIEMENTS

Au terme de notre travail, nous avons l'agréable devoir de remercier:

Le professeur Jean G. BAER qui nous a constamment guidé dans nos recherches et nous a fait bénéficier de sa grande expérience dans le domaine de l'Helminthologie. Nous lui sommes particulièrement reconnaissant d'avoir mis à notre disposition les collections qu'il a constituées au cours de ses propres travaux sur les Cestodes parasites de Soricidae. Nous espérons vivement pouvoir entreprendre d'autres recherches sous sa direction et bénéficier de ses judicieux conseils;

Les professeurs A. CHABAUD (Muséum National d'Histoire naturelle à Paris) et A. AESCHLIMANN (Université de Fribourg) qui nous ont fait l'honneur d'accepter de faire partie du jury de notre thèse. Nous les remercions très sincèrement de l'intérêt qu'ils ont manifesté pour notre travail et de leurs judicieux conseils.

Le professeur J.-M. DOBY (Faculté de Médecine et de Pharmacie à Rennes) d'avoir récolté à notre intention les tubes digestifs d'Insectivores capturés dans le cadre des recherches de son laboratoire;

Le D[r] A. MEYLAN (Station fédérale de recherches agronomiques à Nyon) de nous avoir donné l'occasion de participer à la campagne de piégeages qu'il a organisée en 1964. Nous le remercions très vivement de son aide dans la récolte des parasites et lui sommes très reconnaissant de nous avoir remis un très riche matériel provenant de ses piégeages récents en Europe, au Canada et aux USA;

MM. R. FONS (Banyuls-sur-Mer), F. GUENAT (Porrentruy) et J. MOREL (Nyon) de leur précieuse collaboration et de leurs dons de matériel;

Les D[r] V. BRENDOW (Giessen), J. PROKOPIC (Prague) et M. J. JOURDANE (Montpellier) du prêt de préparations de Cestodes pour lesquels nous manquaient quelques précisions;

Le D[r] E. BINDER (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) d'avoir revu et mis au point notre liste de Mollusques hôtes intermédiaires de *Choanotaenia crassiscolex ;*

Toutes les personnes qui nous ont accueilli et aidé lors de piégeages à l'étranger: les D[r] Y. COINEAU et L.-PH. KNOEPFFLER au Laboratoire Arago à

Banyuls; le Dr C. König, Vogelschutzwarte Ludwigsburg; la direction des stations biologiques suivantes: « Weevers' Duin » Oostvoorne (Hollande), Hilleröd (Danemark, Studenec (Tchécoslovaquie);

La Faculté d'Agronomie de Brno, qui nous a récemment invité à un voyage d'étude en Tchécoslovaquie et nous a ainsi donné l'occasion de rencontrer les parasitologistes tchèques travaillant aussi sur les parasites d'Insectivores. Notre reconnaissance va tout particulièrement au Dr F. Tenora (Brno) ainsi qu'à ses collègues les Dr B. Rysavy, J. Prokopic, J. Groschaft et V. Barus (Prague);

Notre collègue et ami le Dr W. Matthey, avec qui nous nous sommes très souvent entretenus de divers problèmes apparus au cours de ce travail et qui nous a judicieusement conseillé dans l'application à nos recherches de la méthode de classification de Mountford (69).

Résumé

1. Au terme de sa révision anatomique et taxonomique, l'auteur reconnaît les espèces suivantes:

Hymenolepis bifurca (Hamann, 1891) = *H. tridontophora* Soltys, 1954 = *Vampirolepis sumavensis* Prokopic, 1957 ?
Hymenolepis brusatae n. sp.
Hymenolepis diaphana Cholodkowsky, 1906 = *Spasskylepis ovaluteri* Schaldybin, 1964.
Hymenolepis fodientis n. sp.
Hymenolepis furcata (Stieda, 1862).
Hymenolepis globosoides (Soltys, 1954).
Hymenolepis hamanni (Mrazek, 1891) = *H. neomidis* Baer, 1931.
Hymenolepis infirma (Zarnowski, 1955) = *Ditestolepis secunda* Schaldybin, 1964.
Hymenolepis integra (Hamann, 1891) = *H. polyacantha* Baer, 1931.
Hymenolepis jacutensis (Spassky et Morosov, 1959) = *Pseudoparadilepis ankeli* Brendow, 1969.
Hymenolepis magnirostellata Baer, 1931 = *Vampirolepis heleni* Schaldybin, 1964.
Hymenolepis murinae nom. nov. = *H. furcata* Meggit, 1927 *nec* Stieda, 1862.
Hymenolepis omissa Baer et Joyeux, 1943 = *H. anacetabulata* Soltys, 1954 = *Coronacanthus spasskii* Prokopic, 1957.
Hymenolepis pistillum (Dujardin, 1845).
Hymenolepis prolifer (Villot, 1880) = *H. curiosa* Stammer, 1955 = *Pseudodiorchis multispinosa* Zarnowski, 1955 = *P. kampinosi* Rybicka, 1958.
Hymenolepis pseudofurcata nom. nov. = *H. furcata* Baer, 1925 *nec* Stieda, 1862.
Hymenolepis raillieti Joyeux et Baer, 1950.
Hymenolepis scalaris (Dujardin, 1845).
Hymenolepis schaldybini (Spassky, 1947).

Hymenolepis scutigera (Dujardin, 1845).
Hymenolepis singularis Cholodkowsky, 1912.
Hymenolepis spinulosa Cholodkowsky, 1906 = *Vigisolepis barboscolex* Spassky, 1949.
Hymenolepis stefanskii Zarnowski, 1954.
Hymenolepis tiara (Dujardin, 1845).
Hymenolepis tripartita (Zarnowski, 1955).
Hymenolepis uncinata (Stieda, 1862).
Pseudhymenolepis redonica Joyeux et Baer, 1936.
Choanotaenia crassiscolex (von Linstow, 1890) = *Anomotaenia subterranea* Cholodkowsky, 1906 = *Monopylidium soricinum* Cholodkowsky, 1906.
Choanotaenia hepatica Baer, 1931.

Les espèces suivantes, également parasites de *Soricidae* d'Europe, n'ont pas été retrouvées et ne sont par conséquent pas redécrites:
Hymenolepis alpestris Baer, 1931.
Hymenolepis globosa Baer, 1931.
Hymenolepis soricis Baer, 1925.
Choanotaenia estavariensis Euzet et Jourdane, 1967.

2. Du point de vue anatomique, les parasites armés de Soricidae peuvent être groupés en plusieurs types distincts, fondés sur l'anatomie du scolex et des anneaux adultes. Les types anatomiques reconnus ne sont évidemment valables que dans le cadre de cette étude et ne s'appliquent pas sans autres à l'ensemble des *Hymenolepis*. D'une manière générale, les Cestodes de *Sorex*, *Crocidura* et *Neomys* appartiennent à des types anatomiques distincts.

3. L'auteur formule plusieurs objections aux nouvelles classifications des *Hymenolepis* de Soricidae (Skrjabin et Matevossian, 92; Spassky, 98; Yamaguti, 108). Bien que ces *Hymenolepis* forment un ensemble peu cohérent, l'auteur estime qu'une révision utile ne pourra être faite que lorsque les parasites de Musaraignes africaines et nord-américaines seront mieux connus.

4. L'étude statistique de la longueur des crochets et du grand diamètre des oncosphères montre qu'il existe, du moins chez *Hymenolepis singularis*, des populations de Cestodes légèrement différentes.

5. La spécificité parasitaire des *Hymenolepis* étudiés est stricte au niveau du genre de l'hôte. L'auteur n'a jamais constaté de cas infirmant cette observation.

6. Dans le tube digestif de l'hôte, les Cestodes occupent un territoire défini et il ne semble pas y avoir de compétition entre les différents parasites. C'est du moins le cas chez *Sorex araneus*.

7. L'action pathogène est envisagée du point de vue morphologique uniquement. On constate, à l'endroit de fixation des Cestodes, une action destructrice

plus ou moins marquée sur la muqueuse. Certaines espèces à scolex inerme ne provoquent pas de modification de la muqueuse.

8. La faune parasite des *Sorex araneus* jeunes et adultes comprend les mêmes espèces de Cestodes, tandis que les taux d'infestation sont souvent différents. D'une manière générale, l'auteur confirme les observations de KISIELEWSKA (49).

9. La répartition géographique des Cestodes des Soricidae européens, bien qu'imparfaitement connue, montre que certaines espèces ne sont pas présentes dans toute l'aire de distribution des hôtes. Il semble que la distribution des hôtes intermédiaires est déterminante.

10. Une classification de quelques stations de piégeages a été effectuée sur la base des pourcentages d'infestation par les diverses espèces de Cestodes, selon la méthode décrite par MOUNTFORD (69). Les localités en question peuvent être regroupées selon leurs caractéristiques écologiques d'ensemble.

BIBLIOGRAPHIE

(1) ARZAMASOV, I. T. *et al.* 1969. [*Les Insectivores du territoire de la Biélorussie et leurs parasites*]. Nauka i Technika 1969: 1-36.

(2) BAER, J.-G. 1925. *Sur quelques Cestodes du Congo belge.* Rev. suisse Zool. 32: 239-251.

(3) — 1928. *Contribution à la faune helminthologique de Suisse.* Rev. suisse Zool. 35: 27-41.

(4) — 1931. *Helminthes nouveaux parasites de la Musaraigne d'eau Neomys fodiens Pall. (Note préliminaire).* Actes Soc. Helv. Sci. nat. 112: 338-340.

(5) — 1932. *Contribution à la faune helminthologique de Suisse.* Rev. suisse Zool. 39: 1-56.

(6) — 1957. *Trématodes et Cestodes récoltés en Côte-d'Ivoire, avec remarques sur la famille des Dicrocoelidae Odhner et sur les parasites des Damans.* Ibid. 64: 547-575.

(7) — 1959. *Exploration des Parcs Nationaux du Congo belge. Helminthes parasites.* 163 pp., Bruxelles.

(8) BAER, J.-G. & A. FAIN. 1951. *Cestodes nouveaux du Congo belge.* Acta Tropica 8: 59-63.

(9) BAER, J.-G. & E. DELLA SANTA. 1960. *Matériaux pour servir à une révision des espèces du genre Hymenolepis Weinland (Cestoda), parasites de Musaraignes. I. Hymenolepis prolifer* (Villot, 1880) Stammer, 1955. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 83: 71-77.

(10) BAER, J.-G. & CHS. JOYEUX. 1943. *Les larves cysticercoïdes de quelques Ténias de la Musaraigne d'eau Neomys fodiens (Schreb.).* Schweiz. Zeitschr. f. allg. Path. u. Bakt. 6: 395-399.

(11) BAYLIS, H. A. 1928. *Records of some Parasitic Worms from British Vertebrates.* Ann. and. Mag. of Nat. Hist. 10: 329-343.

(12) — 1934. *Miscellanous notes on parasitic worms.* Ibid. 13: 223-229.

(13) Baylis, H. A. 1939. *Further Records of Parasitic Worms from British Vertebrates.* Ibid. 11: 473-498.
(14) Blanchard, R. 1891. *Histoire zoologique et médicale des Téniadés du genre Hymenolepis Weinland.* 112 pp., Paris.
(15) Brendow, V. 1969. *Pseudoparadilepis ankeli n. gen. n. sp. (Dilepididae; Dilepidinae), ein neuer Cestode aus der Zwergspitzmaus.* Zool. Anzeiger 182: 83-87.
(16) Chiriac, E. & P. Barbu. 1962. [*Contribution à la connaissance de la faune helminthologique des micro-mammifères des alentours de Macin (Dobroudja du Nord)*]. Stud. si cercetari de biol., ser. Biol. animala 14: 385-392.
(17) — 1963. [*A propos de la faune parasitaire des Micromammifères de la République populaire de Roumanie*]. Ann. Univ. Bucuresti 12: 181-191.
(18) Chiriac, E. & M. Hamar, 1966. *Contribution à la connaissance des Helminthes des petits mammifères (Rongeurs, Insectivores) de la Roumanie.* Acta Parasit. polon. 14: 61-72.
(19) Cholodkowsky, N. 1906. *Cestodes nouveaux ou peu connus. Première série.* Arch. Parasit. 3: 332-347.
(20) — 1912. *Cestodes nouveaux ou peu connus. Deuxième série.* Ann. Mus. Zool. Acad. imp. Sci. St-Petersburg 18: 221-232.
(21) Crowcroft, P. 1957. *The Life of the Shrew.* 166 pp., Londres.
(22) Dollfus, R.-Ph. *et al.* 1961. *Contribution à la faune parasitaire régionale (Station expérimentale de Parasitologie de Richelieu).* Ann. Parasit. 36: 171-354.
(23) — 1962. *Miscellanea helminthologica maroccana XXXIV. Cyclophyllides de quelques oiseaux et mammifères.* Arch. Inst. Pasteur Maroc 6: 348-391.
(24) Della Santa, E. 1959. *Etude critique des Ténias hyménolépides armés parasites des Soricidés.* Manuscrit, Institut de Zoologie, Neuchâtel.
(25) Dujardin, F. 1845. *Histoire naturelle des Helminthes ou Vers Intestinaux.* 654 pp., Paris.
(26) Edelenyi, B. 1966. *Saugwürmer in einheimischen Säugetieren III.* Ann. Hist.-Nat. Mus. nat. Hung. 58: 263-270.
(27) Euzet, L. & J. Jourdane. 1968. *Helminthes parasites des Micromammifères des Pyrénées-Orientales I. Cestodes de Neomys fodiens (Schreber).* Bull. Soc. neuchâtel, Sci. nat. 91: 31-42.
(28) Fuhrmann, O. 1932. *Les Ténias des Oiseaux.* Mémoires Uni. Neuchâtel, 8, 385 pp.
(29) van Gundy, C. O. 1935. *Hymenolepis anthocephalus, a new tapeworm from the Mole Shrew, Blarina brevicauda Say.* Trans. Americ. Micros. Soc. 54: 240-244.
(30) Hilmy, I. S. 1936. *Parasites from Liberia and French Guinea, part 3: Cestoda from Liberia.* 72 pp., Le Caire.
(31) Hübscher, H. 1937. *Notes helminthologiques.* Rev. suisse Zool. 44: 459-482.
(32) Janossy, D. 1961. *Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha).* Zeitschr. f. Saugetierkunde 26: 40-50.
(33) Johri, L. N. 1934. *Report on a collection of Cestodes from Lucknow.* Rec. Ind. Mus. 36: 153-177.
(34) Jourdane, J. 1967. *Cyclophyllidea (Cestoda) parasites de Neomys fodiens (Mammifère Insectivore).* Essai systématique et écologique. 63 pp., Université de Montpellier.

(35) JOYEUX, CHS. 1920. *Cycle évolutif de quelques Cestodes. Recherches expérimentales.* Bull. Biol. France et Belgique, suppl.: 1-219.

(36) — 1922. *Recherches sur l'Urocystis prolifer Villot. Note préliminaire.* Bull. Soc. Zool. France 46: 52-58.

(37) JOYEUX, CHS. & J.-G. BAER. 1936. *Cestodes in Faune de France.* 613 pp, Paris.

(38) — 1936. *Quelques Helminthes nouveaux ou peu connus de la Musaraigne Crocidura russula Herm.* Rev. suisse Zool. 43: 25-50.

(39) — 1950. *Sur quelques espèces nouvelles ou peu connues du genre Hymenolepis Weinland, 1858.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 73: 51-70.

(40) — 1952. *Les Cestodes de Neomys fodiens (Schreb.), Musaraigne d'eau.* Ibid. 75: 87-88.

(41) — 1953. *Sur quelques Helminthes de la région de Gannat (Allier).* Bull. mens. Soc. Linn. Lyon 22: 25-32.

(42) JUBERTHIE-JUPEAU L. & I. TABACARU. 1968. *Larves de Staphylocystis biliarius Villot chez Glomeris marginata Villers des Pyrénées Centrales.* Bull. Mus. Nat. Hist. nat. 40: 396-398.

(43) KISIELEWSKA, K. 1958. *The life cycle of Choanotaenia crassiscolex (Linstow, 1890) (Dilepidae) and some date relating to the formation of its cysticercoid.* Bull. Acad. polon. Sci. (Cl. 2) 6: 79-84.

(44) — 1958. *Cysticercoid of the tapeworm Neoskriabinolepis singularis (Cholodkowsky, 1912) Spassky, 1954, in a beetle of the family Catopidae.* Ibid. 6: 206-208.

(45) — 1959. *A new intermediate host of Staphylocystis furcata (Stieda, 1862) Spassky, 1950, and some data on the formation of larvocysts of this tapeworm.* Acta Parasit. polon. 7: 133-142.

(46) — 1950. *Life cycle of the Tapeworm Pseudodiorchis prolifer (Villot, 1880).* Ibid. 8: 197-204.

(47) — 1960. *The life cycle of Soricina diaphana (Cholodkowsky, 1906) Zarnowski, 1955 (Hymenolepididae).* Bull. Acad. polon. Sci. (Cl. 2) 8: 219-222.

(48) — 1961. *Circulation of tapeworms of Sorex araneus L. in biocenosis of Bialowieza National Park.* Acta Parasit. polon. 9: 331-369.

(49) — 1963. *Food composition and reproduction of Sorex araneus Linnaeus, 1758 in the light of parasitological research.* Acta Theriol. 7: 127-153.

(50) KISIELEWSKA, K. & J. PROKOPIC. 1963. [*Contribution to the life history of some species of Cestodes of the Soricidae of the Sumava Mountains and a comparison of their development in two different biotopes*]. Ceskoslovenska parasit. 10: 111-118.

(51) KOBULEJ, T. 1953. [*Beiträge zur Anatomie und Systematik wenig bekannter Hymenolepididen aus Soriciden*]. Acta Veter. Acad. Sci. Hung. 3: 431-438.

(52) KOBULEJ, T. & L. VERSENYI. 1953. [*Beiträge zur Helminthofauna der Soriciden Ungarns*]. Ibid. 3: 189-205.

(53) KÖNIG, C. 1969. *Wildlebende Säugetiere Europas.* 256 pp., Stuttgart.

(54) LAL, M. B. 1952. *Occurence of larval Helminths in Gammarus pulex (L.) from the Braid Burn, Edinburgh.* Nature 169: 752.

(55) LEWIS, J. W. 1968. *Studies on the helminth parasites of voles and shrews from Wales.* J. zool. 154: 313-331.

(56) VON LINSTOW, O. 1879. *Helminthologische Untersuchungen.* Wurttemb. natur. Jahreshefte 35: 313-432.

(57) — 1886. *Helminthologische Beobachtungen.* Archiv f. Naturg. 52: 8-135.

(58) von Linstow, O. 1890. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Vogeltänien*. Ibid. 56: 171-188.
(59) — 1892. *Beobachtungen an Helminthenlarven*. Archiv f. mikroskop. Anat. 39: 325-343.
(60) — 1896. *Helminthologische Mitteilungen*. Ibid. 48: 375-397.
(61) — 1904. *Beobachtungen an Nematoden und Cestoden*. Archiv. f. Naturg. 70: 297-309.
(62) Matevossian, E. M. 1963. [*Principles of Cestodology vol. III: Dilepididae, etc.*]. 687 pp. Moscou.
(63) Meggitt, F. J. 1927. *On Cestodes collected in Burma I*. Parasitology 19: 141-152.
(64) Meylan, A. 1964. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora)*. Rev. suisse Zool. 71: 903-983.
(65) — 1965. *Répartition géographique des races chromosomiques de « Sorex araneus L. » en Europe (Mamm.-Insectivora)*. Ibid. 72: 636-646.
(66) Miller, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. 1019 pp, Londres.
(67) Mituch, J. 1964. *Beitrag zur Erkenntnis der Helminthenfauna der Gattung Neomys (Insectivora) in der Slowakei*. Studia Helminth. 1: 83-100.
(68) Morris, M. G. 1969. *Associations of aquatic Heteroptera at Woodwalton Fen, Huntingdonshire, and their use in characterizing artificial aquatic biotopes*. J. of appl. Ecology 6: 359-373.
(69) Mountford, M. D. 1962. *An Index of similarity and its application to classificatory problems. in « Progress in Soil Zoology », P. W. Murphy éd.*, 398 pp., Londres.
(70) Pojmanska, T. 1957. *Internal parasites (Cestoda, Trematoda) of field micromammalians from the environment of Turew near Poznan*. Acta Parasit. polon. 5: 117-161.
(71) Prokopic, J. 1956. [*Helminths parasites from Sorex araneus L. (Insectivora) in Czechoslovakia*]. Ceskoslovenska parasit. 3: 109-131.
(72) — 1957. *The helminthfauna of the shrews (Soricidae) of the High Tatra Mountains*. Zool. listy 6: 147-154.
(73) — 1957. [*A contribution to the helminth fauna of the genus Crocidura*]. Ibid. 6: 155-162.
(74) — 1957. [*Helminthologische Forschung an Insektenfressern der Gattung Neomys*]. Acta. Soc. Zool. Bohem. 11: 44-64.
(75) — 1957. [*Der Einfluss ökologischer Faktoren auf die Spezifität parasitischer Würmer der Insektenfressern*]. Ceskoslovenska biol. 6: 69-73.
(79) — 1959. [*The parasitic Helminths of Insectivora in CSR.*] Ceskoslovenska parasitologie 6: 87-134.
(77) — 1959. *Die Helminthefauna der Spitzmäuseartigen des Riesengebirges*. Acta Mus. Nat. Pragae 15: 177-183.
(78) — 1967. *Tachinus pallipes, a new intermediate host of the Cestode Soricina diaphana (Cholodkowsky, 1906)*. Folia parasit. 14: 334.
(79) — 1968. *Oeceoptoma thoracica L., a new intermediate host of the Cestode Neoskrjabinolepis singularis (Cholodkowsky*, 1912). Ibid. 15: 105.
(80) — 1968. *A description of the cysticercoid of the Cestode Vigisolepis spinulosa (Cholodkowsky*, 1906*) found in Collembola*. Ibid. 15: 268.
(81) Prokopic, J. & J. Groschaft. 1961. [*Beitrag zum Entwicklung der Spitzmausbandwurmer und Anmerkungen zu deren Synonymik*]. Ceskoslovenska parasit. 8: 295-304.

(82) Prokopic, J. & Zd. Mauer. 1969. *Některé poznatky o biologii tasemnic z drobnych savcù*. Zpravy Ceskoslov. Spol. Parasit. 9: 22-30.

(83) Quentin, J.-Cl. & J.-Cl. Beaucournu. 1966. *Cysticercoïdes d'Hymenolepididae parasites d'Insectivores chez des Siphonaptères*. C. R. Acad. Sci. Paris (Série D) 262: 2059-2062.

(84) Rawson, D. & J. E. Rigby. 1960. *The functional anatomy of the cysticercoid of Choanotaenia crassiscolex (Linstow, 1890) (Dilepididae) from the digestive gland of Oxychilus cellarius (Müll.) (Stylommatophora) with some observations on developmental stages*. Parasitology 50: 453-468.

(85) Rybicka, K. 1958. *Pseudodiorchis kampinosi n. sp. (Cestoda, Hymenolepididae) a new Cestode from the Shrew Sorex araneus L*. Bull. Acad. polon. sci. (Cl. 2) 6: 339-345.

(86) — 1959. *Tapeworms of forest Micromammalians (Rodentia and Insectivora) from Kampinos Wilderness*. Acta Parasit. polon. 7: 393-422.

(87) — 1964. *Changes in the structure of Cestodofauna of Sorex araneus araneus L. from the Bialowieza National Park due to climatic conditions in 1960*. Ibid. 12: 33-46.

(88) Rysavy, B. 1964. *Some notes of the life history of the Cestode Dilepis undula Schrank, 1788*. Helminthologia 5: 173-176.

(89) Rysavy, B. & J. Prokopic. 1965. *Neue Zwischenwirte des Bandwurmes Staphylocystis furcata Stieda*, 1862 *(Hymenolepididae)*. Zeitschr. f. Parasit. 25: 371-374.

(90) Schaldybin, L. S. 1964. [*Helminthfauna of mammals of the Mordovsk State Reserve*]. Uchen. Zap. gorkov. gos. pedag. Inst. 42: 52-81.

(91) Sharpe, G. I. 1964. *The helminth parasite of some small Mammals communities. I. The parasites and their hosts*. Parasitology 54: 145-154.

(92) Skrjabin, K. I. & E. M. Matevossian. 1948. [*Hymenolepididés de Mammifères*]. Trudy gelm. labor. AN SSSR 1: 15-92.

(93) Soltys, A. 1952. [*The Helminths of common shrew (Sorex araneus L.) of the National Park of Bialowieza (Poland)*]. Ann. Univ. M.-Curie Sklod. 6: 165-209.

(94) — 1954. [*Helminthofauna of Soricidae in the Bialowieza National Park*]. Acta Parasit. polon. 1: 353-402.

(95) Sosnina, E. F. 1961. [*On the parasitofauna of Crocidura suaveolens Pallas*]. Zool. Zh. 40: 498-502.

(96) Spassky, A. A. 1947. [*Phénomènes particuliers de segmentation et de maturation chez des Cestodes*]. C. R. Acad. Sci. Moscou 53: 723-724.

(97) — 1949. [*Un Cestode nouveau — Vigisolepis barboscolex n. sp. et remarques sur la tribu des Hymenolepaea Skrjabin & Matevossian, 1941*]. Trudy gelm. labor. Acad. nauk SSSR 2: 50-54.

(98) — 1954. [*Classification des Hyménolépididés de Mammifères*]. Ibid. 7: 120-167.

(99) Spassky, A. A. & O. F. Morosov. 1959. [*Nouveaux helminthes d'Insectivores*]. Acta Soc. zool. Bohem. 13: 182-191.

(100) Stammer, H. 1955. *Die parasiten deutscher Kleinsäuger*. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesell. in Erlangen 1955: 362-390.

(101) Stieda, L. 1862. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Tänien*. Archiv f. Naturg. 28: 200-209.

(102) — *Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés*. 324 pp., Institut de Zoologie. Neuchâtel.

(103) VAN DEN BRINK, F. H. 1967. *Guide des Mammifères sauvages d'Europe*. 263 pp., Neuchâtel.

(104) VAUCHER, CL. & P. HUNKELER. 1967. *Contribution à l'étude des Cestodes et des Trématodes parasites des Micromammifères de Suisse. I.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 90: 161-184.

(105) VERHOEFF, K. W. 1928-32. *Klasse Diplopoda in H. G. Bronns:* Klassen und *Ordnungen des Tier-Reiches*. Leipzig.

(106) VERSTER, A. 1969. *A taxonomic revision of the genus Taenia Linnaeus s. str.* Ondestepoort J. vet. Res. 36: 3-58.

(107) WAHL, E. 1967. *Etude parasito-écologique des petits Mammifères (Insectivores et Rongeurs du Val de l'Allondon (Genève)*. Rev. suisse Zool. 74: 129-188.

(108) YAMAGUTI, S. 1959. *Systema Helminthum vol. 2: the Cestodes of Vertebrates*. 860 pp., New-York & Londres.

(109) ZARNOWSKI, E. 1954. [*A new tapeworm Hymenolepis stefanskii sp. n. from the intestine of the common Shrew, Sorex araneus L.*]. Acta Parasit. polon. 1: 313-328.

(110) — 1955. [*Parasitic worms of forest Micromammalians (Rodentia and Insectivora) of the environment of Pulawy (district Lublin) 1. Cestoda*]. Ibid. 3: 279-368.

Tome 78, fasc. 1, nº 2: 115-134 — Juin 1971

Ontogenese- und Evolutionsprobleme bei der Musterbildung des Argusfasans *(Argusianus argus)*

von

R. BRUN
Zoologische Anstalt, Basel[1]

Mit 16 Textfiguren

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Der Argusfasan stammt aus den tropischen Regenwäldern von Sumatra und Borneo. Den Namen „Argus“ hat er wegen den vielen „Augen“ erhalten, die auf den stark verlängerten Armschwingen zu sehen sind. In Figur 5 ist eine solche Schwungfeder abgebildet (Feder 7).

Im ersten Teil der vorliegenden Arbeit wird die Bildungsweise des Ozellenmusters im Federkeim dargestellt.

[1] Jetzt Station de Zoologie, Université de Genève. 154, route de Malagnou, 1224 Chêne-Bougeries.

Im zweiten Teil sollen die Resultate unterbreitet werden, welche die Untersuchung über die Entstehung des Adultmusters aus der juvenilen Zeichnung des Arguskückens ergab. Diesen Hauptteil möchte ich mit einer Skizze der phylogenetischen Problematik der Musterenstehung beim Argusfasan beschliessen, mit einer Fragestellung, die CHARLES DARWIN in ausserordentlicher Weise beschäftigt hat.

Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN danke ich für das grosse Interesse, welches er dieser Arbeit entgegenbrachte. Danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. M. FISCHBERG für die Gelegenheit, diese Arbeit hier in Genf abschliessen zu dürfen.

DIE BILDUNG DES OZELLENMUSTERS IM FEDERKEIM

Die Federanlage ist zylinderförmig. Der Durchmesser der Grundfläche dieses Zylinders erreicht, für Schwungfedern des adulten Argusfasans, die Länge von 4—5 mm. Die Höhe dieses Zylinders, also die Länge der Federanlage, kann 90 mm überschreiten.

Die Federanlage wächst an ihrer Basis. Der Zylindermantel und die in seinem inneren gebildete Feder, wachsen aus der tief in die Haut versenkten Papille heraus. Der älteste Teil des verhornten Zylindermantels blättert ab, und die Feder kann sich entfalten.

Figur 1 zeigt eine Schwungfeder des Argusfasans, die zum Teil in einer Glasröhre steckt. Diese Glasröhre ersetzt den undurchsichtigen Zylindermantel. Abbildung 1 zeigt, dass die annähernd kreisrunden Ozellen der entfalteten Feder, im Keim langgezogene Ellipsen sind.

Im Folgenden soll nachgewiesen werden, dass die Bildung einer ganz bestimmten Ellipse gefordert werden muss, damit bei der Entfaltung der Feder ein Kreis entstehen kann. In geometrischer Betrachtungsweise handelt es sich in Figur 1 um ein affines System, indem die Affinitätsachse vom Schaft gebildet wird. Die entfalteten und nicht entfalteten Federäste stellen einander zugeordnete, affine Geraden dar. Ein beliebiger Punkt rotiert bei der Transformation von einem Teilsystem in das andere um den Schnittpunkt der ihm zugeordneten, affinen Geraden. Dieser Schnittpunkt liegt immer auf der Affinitätsachse, da die Federäste mit dem Schaft verwachsen sind. Die Richtung der Federäste ist in beiden Teilsystemen durch den Winkel β und den Entfaltungswinkel α gegeben. Die geometrische Aufgabe kann in folgender Weise gestellt werden: Im Teilsystem A ist ein Kreis gegeben. Gesucht ist seine Ellipse (Achsen!) im Teilsystem A′.

Der Thaleskreis mit Zentrum auf jenem Schnittpunkt der affinen Geraden, die durch den Mittelpunkt des gegebenen Kreises führt, mit dem Radius M—O, löst das Problem, da seine Schnittpunkte mit der Affinitätsachse einerseits die Richtung der konjugierten Durchmesser im Teilsystem A, als auch die aufeinander

senkrecht stehenden Ellipsenachsen im Teilsystem A′ bestimmen. *Die planimetrische Lösung des Problems zeigt, dass es nur eine Ellipse im Teilsystem A′ gibt, die in A zum Kreis transformiert wird.*



FIG. 1.
Die Charakteristik der im Federkeim angelegten Musterelemente, wird durch die Entfaltung der Feder verändert.

(Die Feder musste von der Seite photographiert werden, um die Ellipsen im Federkeim und die entfalteten Ozellen zeigen zu können. Dies hat zur Folge, dass das Augmuster auf der Federfahne nicht rund, sondern ebenfalls elliptisch wirkt. Es sei auf Figur 5 und Figur 15 verwiesen, welche Federn mit annähernd kreisrunden Ozellen zeigen.)

Diese geforderte Ellipse wird im Federkeim nicht sofort gebildet. Sie durchläuft vielmehr verschiedene Bildungsstadien, während welchen die Farbstoffe in die Muster tragenden Zellen eingelagert werden. Die Form der sich bildenden Figur wird durch Transformation in der achsialen Wachstumsrichtung der Feder verändert. Diese Transformation kommt durch Streckungswachstum der an der Federbildung beteiligten Zellen und der Hornscheide zu stande .Fig. 3 zeigt die Bildung der definitiven Ellipse in vier Stadien. (Um die Bilder anzufertigen, wurden vier Federkeime von Schwungfedern entlang der Mittellinie des Schaftes aufgeschnitten, und die interessierende Zone des Zylinders abgewickelt und so

fotographiert). Vergleicht man die Länge der eben angelegten Ozelle in Figur 3A mit der Länge der am weitest fortgeschrittenen Ozelle von Figur 3D, so ergibt

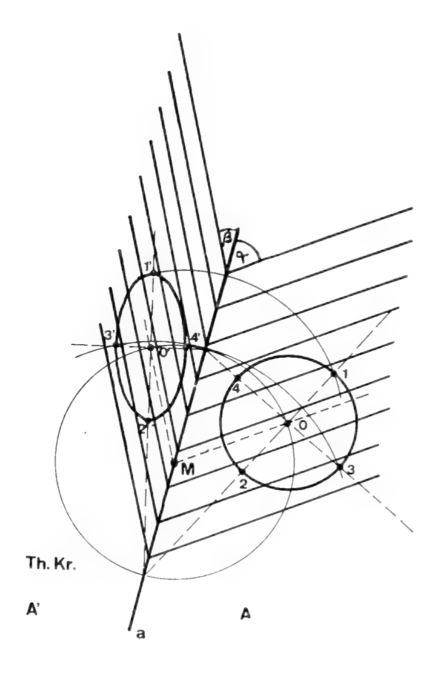


FIG. 2.
Es muss eine ganz bestimmte Ellipse im Federkeim gebildet werden, damit sie bei der Entfaltung der Feder zum Kreis transformiert wird.

sich ein Streckungsfaktor von ungefähr 8—9. Die Auswertung dieser in Figur 3 dargestellten Bilder führten zu einem Modell der Dynamik im Federkeim (BRUN, R. 1968/1969).

DIE ENTWICKLUNG DES OZELLENMUSTERS VOM JUVENIL- ZUM ADULTGEFIEDER

Hahn und Henne tragen dasselbe Erstlingskleid. Die Federn, welche in bestimmter Reihenfolge ausfallen (SUTTER, E. 1965), werden durch neue Federn ersetzt. Je älter der Vogel wird, umso mehr nähern sich die Muster auf den sich bildenden Federn der Adultsituation an. Normalerweise bleibt eine Feder nach ihrer Fertigstellung solange in Funktion, bis die Mauserwelle sie erneut erreicht. Rupft man eine Feder, entsteht eine neue, deren Musterung sich von der vorangegangenen Feder unterscheidet. Es wird ein Muster gebildet, welches in Richtung Adultsituation fortgeschrittener ist, als das vorangegangene. Es ergibt sich so die Möglichkeit, von derselben Papille mehr Federgenerationen zu erhalten, als sie normalerewise bilden würden. Dabei entstehen intermediäre Muster, die ein

verfeinertes Studium der Bildungsweise des Adultmusters gestatten. Durch diese „Rupftechnik“ entsteht die Situation, dass am selben Flügel, z.B. eine Feder der fünften Generation ausgebildet wird, während die Nachbarpapille, erst eine Feder der dritten Generation entstehen lässt. *Diese Muster sind voneinander verschieden; die Feder der fünften Generation zeigt ein deutlich fortgeschritteneres Muster als*

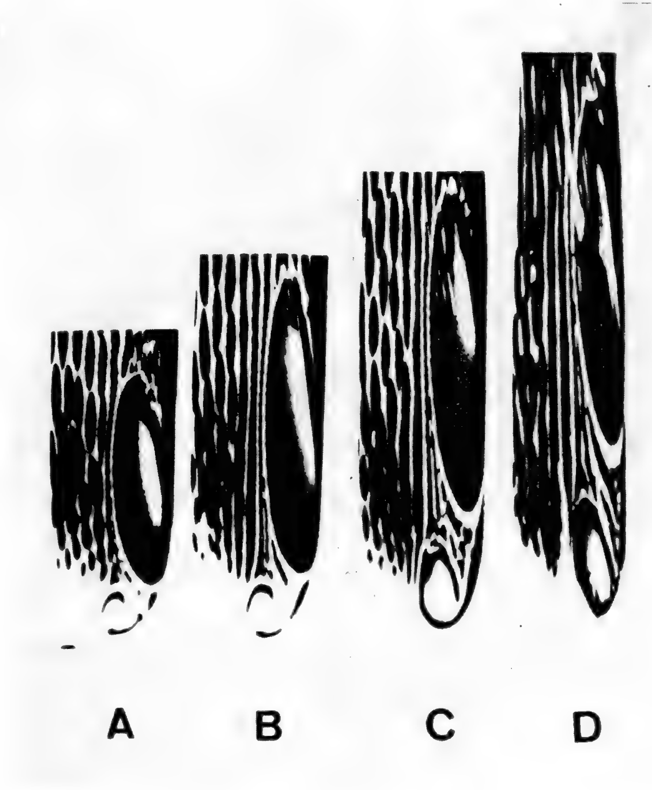


Fig. 3.
Jene Ellipse, welche bei der Entfaltung der Feder zum Kreis wird, entsteht aus einer primären Figur, die durch Streckungswachstum in die geforderte Ellipse überführt wird.

jenes der dritten Generation (bei gleicher Hormonsituation). Es muss daraus geschlossen werden, dass die Art des sich bildenden Musters im Federkeim, jedenfalls auch, von der Anzahl der schon durch die Papille gebildeten Federn abhängig ist.

Für die folgende Analyse wurde jeweils die siebte Armschwinge, gleich nach der Fertigstellung gerupft. Diese Armschwinge trägt beim adulten Hahn das vollausgebildete Augmuster. Die Abbildungen 4 und 5 zeigen die chronologisch geordnete Federserie, welche auf diese Weise entstand. Diese Federn bilden die Grundlage der nun folgenden Analyse des Augmusters.

Feder 1 (Fig. 4)

Für das schwarz-gelbe Rieselmuster (K. Henke 1948) der Federfahne, vermag ich keine Gesetzmässigkeit anzugeben. Die Musterelemente sind jedoch nicht chaotisch über die Federfahne verteilt. Die schaftnahe Zone verrät an gewissen Stellen eine Art „Tropfenmuster" (Fig. 6A; 6B).. Wie einigermassen deutlich ist, folgt der „Tropfenschwanz" über eine gewisse Strecke dem Schaft, während der „Tropfenkopf" in die Region der später auszubildenden Ozellen reicht.
Von diesem knapp über der Mittelzone der Feder liegenden Gebiet gegen proximal, zeigen sich zwei neue Tendenzen: die Ablösung des Tropfenschwanzes wird deutlicher, während der Tropfenkopf sich vergrössert und ausbreitet, so dass eine braun gefärbte Innenzone entsteht, die schwarz eingefasst ist.

Feder 2 (Fig. 4; 7)

Zeigt diese Situation in der Federmittelzone recht deutlich. Fast könnte der Eindruck entstehen, dass der schwarze Tropfenkopf sich wohl ausdehnen kann, „dass aber das Pigment nicht in beliebiger Menge vorhanden ist". Wenn sich der Tropfen vergrössert, reicht das Pigment nur noch für die Randzone aus, während der Mittelteil des Flecks nicht mehr schwarz, sondern braun-gelb gefärbt wird.

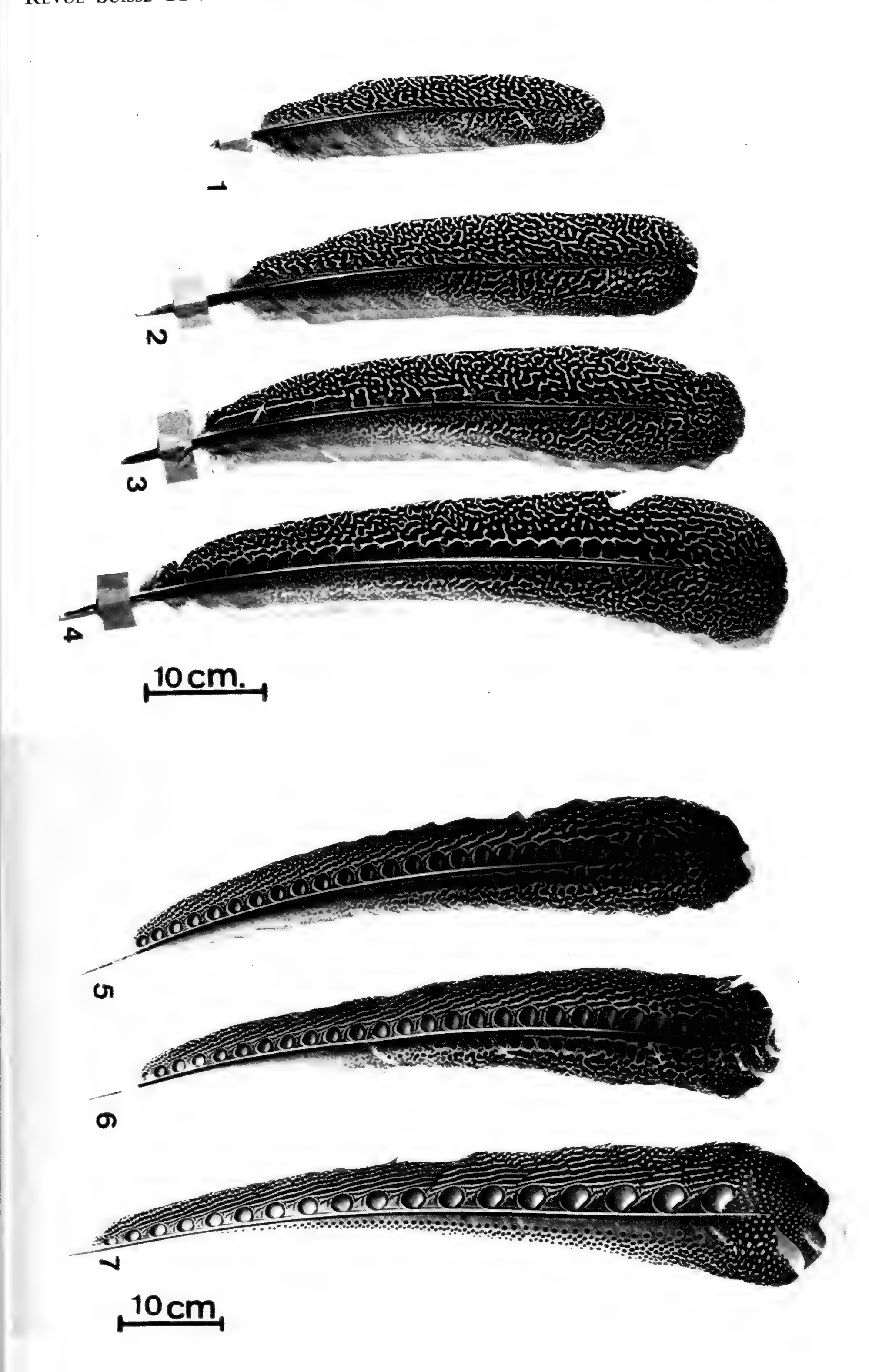
Von der Apexzone zum Feder-Mittelteil vervollkommnet sich das Muster, während es gegen die Federbasis undeutlicher wird. Die Feder 2 wiederholt die Ausbildung des Musters von Feder 1. Das Gebiet, auf dem die Musterung von Feder 1 wiederholt wird, liegt jedoch jetzt weiter gegen die Spitze der Feder zu. In jeder Feder der chronologischen Reihe (Fig. 4 und 5) zeigt die Spitzenzone der Feder ein Muster mit den meisten Anklängen an jenes der nächst jüngeren Feder. Von dieser Spitzenzone wird das Muster bis in die Feder-Mittelzone weiter entwickelt. Das hier Erreichte wird gegen das proximalste Gebiet der Feder nicht mehr weiter geführt.

Im Teil des jeweils optimalen Musters, also im Feder-Mittelteil, entwickelt z.B. die Feder 3 das Muster der Feder 2 weiter. (Fig. 4).

Auf Feder 3 (Fig. 8) sehen wit die Tendenz zur Ablösung des Tropfenschwanzes vom Tropfenkopf, wie es schon in Andeutungen auf der Feder 2 zu beobachten war, bestätigt. Die Tropfenschwänze bilden zusammen einen schon

---

Fig. 4 und 5.
Die Figuren 4 und 5 zeigen die Federn in der Reihenfolge ihrer Bildung durch die 7. Armschwingenpapille.


1
2
3
4
10 cm.
5
6
7
10 cm



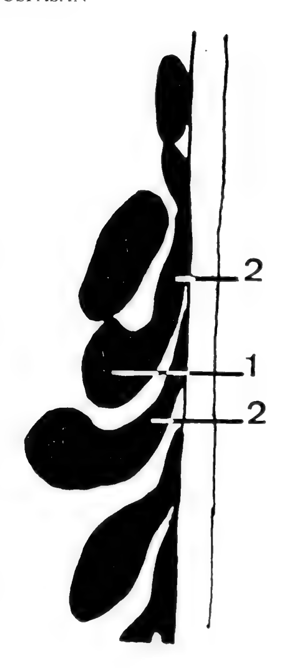


FIG. 6.

A
Feder 1, Detail

B
1 Tropfenkopf
2 Tropfenschwanz

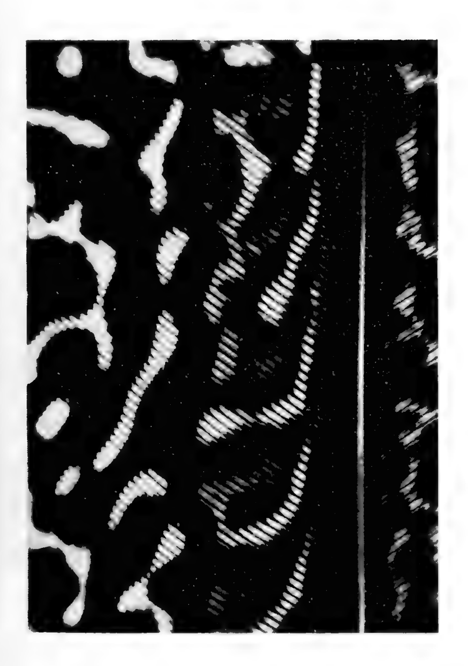


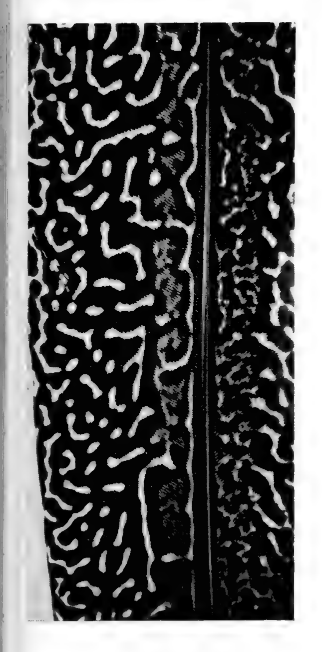
FIG. 7.
(Schema, Siehe Fig. 8B)
Feder 2, Détail

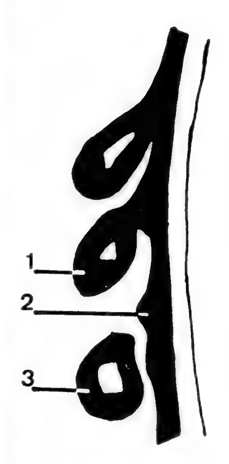
recht deutlich erkennenbaren schwarzen Strich, der die Ansatzpunkte der Tropfenköpfe noch zeigt. Dieser Streifen läuft dem Schaft entlang, von der Federspitze bis zur Federbasis. Auch die Ausbreitung der Tropfenköpfe ist wieder erkennbar. Es entsteht die braune, schwarz eingefasste Zone, von der schon bei der Besprechung der Feder 2 die Rede war. An dieser Feder ist zu erkennen, dass die auseinander gewichenen Tropfenköpfe mehr und mehr einen eckigen Umriss erhalten. Dieses Geschehen lässt sich auf der folgenden Feder 4 (Fig. 9) noch deutlicher verfolgen.

Die Federspitze zeigt wieder Anklänge an die mittlere Zone von Feder 3. Deutlich ist der dem Schaft parallel laufende, schwarze Musterstreifen zu sehen, mit den Ausbuchtungen gegen die Federfahne, welche als Spuren des ehemaligen Zusammenhanges mit den ursprünglichen Tropfenköpfen interpretiert werden müssen (Fig. 8B, Nr. 2). Die braun gefärbte, schwarz eingefasste Zone des ursprünglichen Tropfenkopfes ist sehr deutlich. Diese Musterelemente sind inzwischen zu Feldern geworden, die mehr und mehr geradlinig eingegrenzt werden (Fig. 8B, Nr. 3). Es tritt ein gelber Streifen zwischen dem, dem Schaft parallel laufenden Musterstreifen (Fig. 9B, Nr. 2) *(Schaftstreifen)* und den braunen, schwarz eingefassten Feldern (Fig. 9B, Nr. 3), welche ich Primärelemente nennen möchte, auf. Wir müssen die Teile der Primärelemente bezeichnen, um ihre jetzt einsetzende Verwandlung deutlich verfolgen zu können.

Die *Obere Grenze* bildet den Abschluss des Primärelementes nach oben (Fig. 9B, Nr. 4), die *Untere Grenze* den Abschluss nach unten (Fig. 9B, Nr. 7). Die zwei seitlichen Begrenzungen sollen *Fahnengrenze* (Nr. 5) und *Schaftgrenze* (Nr. 6) heissen. Die obere Mittelzone der Feder 4 (Fig. 10A) zeigt, dass das Primärelement nicht mehr vollständig ausgebildet ist. Die Obere Grenze (4) und die Untere Grenze (7) verändern ihre ursprünglich etwa horizontale Stellung. Sie verlieren „dadurch" den Kontakt mit der Schaftgrenze (6). Auf derselben Feder, jedoch proximal von dem eben besprochenen Gebiete ist zu beobachten, wie nach und nach die Untere Grenze (7) mit der Oberen Grenze (4) Kontakt aufnimmt (Fig. 10A, B). Die ursprünglich Untere Grenze (7) des Primärelementes wird mehr und mehr betont und findet beinahe Kontakt mit dem Schaftstreifen. Die Obere Grenze (4) wird durch diese Akzentuierung der Unteren Grenze (7) in eine annähernd parallele Stellung zu dieser gedrängt, während die Schaftgrenze (6) des Primärelementes zu einem „Punkt“ reduziert wird. Diese Reduktion kann von der Spitzenzone der Feder 4 (Fig. 9A) zu ihrer Basis (Fig. 4, Fig. 10A) beobachtet werden.

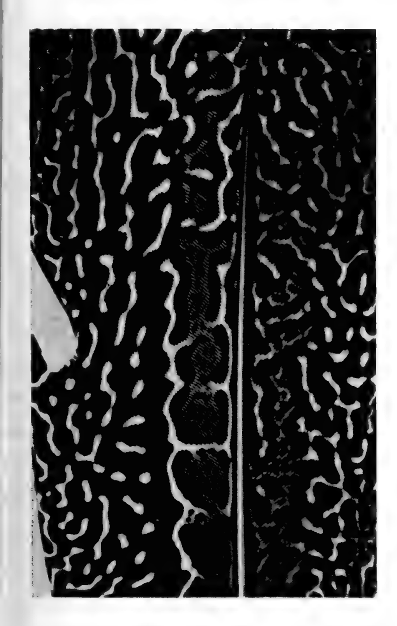
Auf dieser Feder lässt sich auch verfolgen, wie das ehemalige Primärelement dem Schaft näher rückt: die gelbe Zone, welche in Feder 3 (Fig. 8A) kräftig in Erscheinung trat, und die in der Spitzenzone der Feder 4 (Fig. 9A) noch einmal auftritt, verschwindet. Sie ist in der obersten Spitzenzone der Feder 5 zum letzten Mal sichtbar.

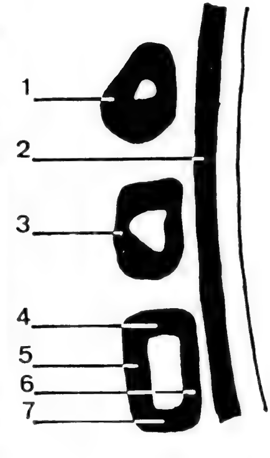




A B

FIG. 8.
Feder 3, Detail
1 Tropfenkopf (breitet sich aus)
2 Spur des früheren Zusammenhanges mit dem Tropfenkopf
3 Tropfenkopf wird zum Primärelement





A B

FIG. 9.
Feder 4,
Detail der Spizenzone
1 Tropfenkopf
2 Schaftstreifen
3 Primärelement
4 Obere Grenze
5 Fahnengrenze
6 Schaftgrenze
7 Untere Grenze

Der Federabschnitt, der in Fig. 10 A dargestellt ist zeigt, dass die bis jetzt voneinander getrennten Primärelemente Verbindungen miteinander eingehen. Die Untere Grenze (7) eines solchen Primärelementes tritt mit der Oberen Grenze (4) des nächst folgenden Primärelementes in Kontakt. Dabei manifestiert sich die

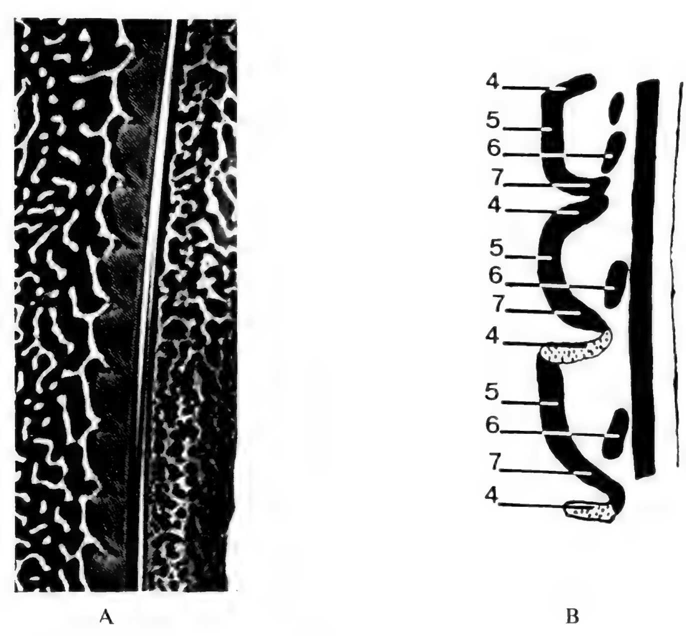
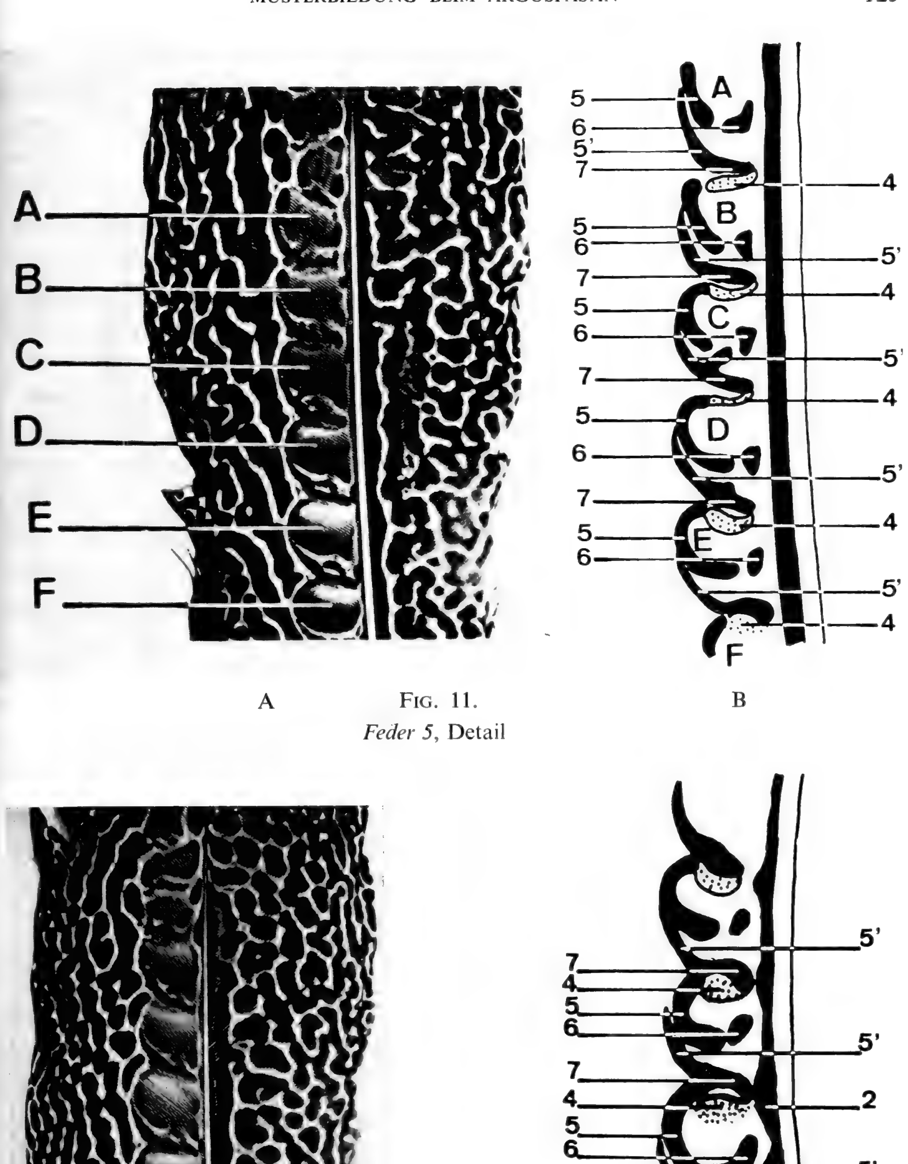


Fig. 10.
Feder 4, Detail der Mittelzone.

Tendenz dieser Oberen Grenze (4) weiss zu werden. Diese Tendenz zeichnet sich in der Ozellenfolge A, B, C, D, E, F deutlich ab (Fig. 11A, B).

In dieser Ozellenreihe (Fig. 11), ereignet sich noch ein weiterer, wichtiger Prozess. Das Fahnenstück (5) spaltet sich in zwei Teile, nämlich in den Teil 5 und in den Teil 5′. Der Teil 5 bildet mehr und mehr den eigentlichen Abschluss der entstehenden Ozelle gegen die Fahne zu, während 5′ die Tendenz hat nach unten, zum nächst folgenden Primärelement zu rücken und dieses gegen oben abzuschliessen, da dessen ursprüngliche Obere Grenze (4) zum Glanzlicht des Augmusters wird. 5 nimmt mittels Zwischenstücken, die aus Verzweigung von 5′ herstammen, Verbindung auf mit dem Schaftstück (2). Die Abbildung 10B zeigt dieses Geschehen deutlich, ebenso die Feder 6 (Fig. 5), deren hier interessierende Zone in Fig. 12A vergrössert wiedergegeben ist. Das Schema 11B leitet zur ausgebildeten Ozelle über, (Fig. 11A Ozelle F) die noch die Spuren ihrer Entstehungsweise zeigt.



A Fig. 11. B

Feder 5, Detail

A Fig. 12. B

Feder 6, Detail

Charles Darwin hat in seinem Werk *Descent of Man*, 1871, das Ozellenmuster des Argusfasans eingehend studiert. Er war fasziniert von der Tatsache, dass das Augmuster nicht auf allen Schwungfedern in derselben Vollkommenheit ausgebildet ist, sondern dass davon in der Schulterzone des Flügels nur ein dunkler Fleck, mit einer darüberliegenden, gelblichbraunen Zone vorhanden ist. Von diesem Teil hin zur optimalen Zone des Augmusters, führt eine lückenlose Reihe mehr oder weniger gestalteter Ellipsen (Fig. 13) zum vollkommenen Ozellenmuster. Für Darwin war dies eine Demonstration, dass Abstufung des vollkommenen Musters möglich ist. Diese Uebergänge tatsächlich an einem Objekt nachweisen zu können war für die Ansicht wichtig, dass der Argusfasan sein hoch entwickeltes Muster erst nach und nach, über Zwischenstufen im Laufe der Evolution erworben hat, wobei Darwin aber betont, dass die Abstufungen des Musters auf dem Flügel nicht der durchlaufenen phylogenetischen Reihe zu entsprechen braucht (siehe Zitat S. 127). Der zu beschliessende zweite Teil der vorliegenden Studie zeigt, dass die ontogenetische Entwicklungsreihe des Ozellenmusters keine Gemeinsamkeiten mit jener auf dem adulten Flügel hat, und vielleicht würde die phylogenetische Reihe nochmals eine andere Möglichkeit der Entwicklung zeigen.

Damit möchte ich diesen Teil über die Ontogenese des Argusmusters beschliessen und in einem dritten Teil, die stammeschgeschichtliche Problematik anhand dreier Texte kurz beleuchten. Es wird so Gelegenheit geben, die grosse Arbeit die Darwin über das Argusmuster geleistet hat, vor dem ihr entsprechenden, theoretischen Hintergrund, zu würdigen.

EINIGE ASPEKTE ZUR EVOLUTIONSPROBLEMATIK DES ARGUSMUSTERS

Das erste Zitat stammt aus dem schon genannten Werk von Darwin: *Descent of Man* und findet sich in der deutschen Uebersetzung von V. Carus auf S. 488.

„Einen anderen ausgezeichneten Fall zur Untersuchung bieten die Augflecke auf den Schwungfedern des Argusfasanes dar, welche in einer so wunderbaren Weise schattiert sind, dass sie innerhalb Sockel liegenden Kugeln gleichen, und welche daher von den gewöhnlichen Augenflecken verschieden sind. Ich glaube, es wird niemand diese Schattierungen, welche die Bewunderung vieler erfahrener Künstler erregt hat, dem Zufall zuschreiben- dem zufälligen Zusammentritt von Atomen gefärbter Substanzen. Dass diese Ornamente sich durch eine behufs der Paarung ausgeübte Auswahl vieler aufeinanderfolgender Abänderungen gebildet haben sollten, von denen nicht eine einzige ursprünglich bestimmt war, diese Wirkung einer Kugel im Sockel hervorzubringen, scheint so unglaublich, als dass sich eine von Raphaels Madonnen durch die Wahl zufällig von einer langen Reihe

jüngerer Künstler hingeklechster Schmierereien gebildet hätte, von denen nicht eine einzige ursprünglich bestimmt war, die menschliche Figur wiederzugeben. Um zu entdecken, in welcher Weise sich die Augenflecken bestimmt entwickelt haben, können wir auf keine lange Reihe von Urzeugern blicken, auch nicht auf verschiedene nahe verwandte Formen, denn solche existieren nicht; aber glücklicher Weise geben uns die verschiedenen Federn am Flügel einen Schlüssel zur Lösung des Problems und sie beweisen demonstrativ, dass eine Abstufung von

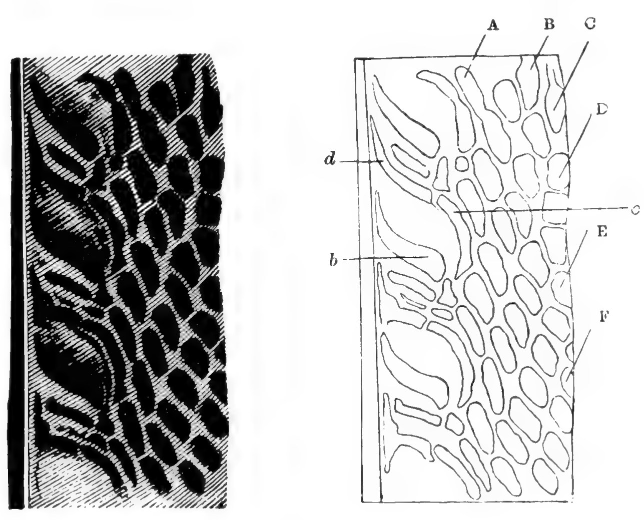


Fig. 13.
Reproduktion aus *Descent of Man* von Charles Darwin

einem einfachen Flecken bis zu einem vollendeten Kugel und Sockel-Ozellus wenigstens möglich ist."

Es folgt nun die genaue Analyse des Ozellenmusters auf dem Flügel des Argusfasans, die am Schluss des zweiten Teiles der hier vorliegenden Arbeit (S. 126) erwähnt wurde.

Darwin fährt nach dieser Analyse in folgender Weise fort: (S. 496 Kap. 14 Teil II) „... Offenbar zeigen uns die von den Federn eines und des nämlichen Vogels dargebotenen Entwicklungsstufen durchaus nicht notwendig die Schritte an, durch welche die ausgestorbenen Urzeuger der Spezies hindurchgegangen sind; sie geben uns wahrscheinlich den Schlüssel für das Verständnis der wirklichen Schritte und beweisen bis zur Demonstration, dass eine Abstufung möglich ist.

Vergegenwärtigen wir uns, wie sorgfältig der männliche Argusfasan seine Schmuckfedern vor dem Weibchen entfaltet, ebenso wie die vielen anderen Tatsachen, welche es wahrscheinlich machen, dass weibliche Vögel die anziehenden Männchen vorziehen, so wird niemand der die Wirksamkeit geschlechtlicher

Zuchtwahl zugibt leugnen können, dass ein einfacher Fleck mit einer mattgelblichen Schattierung durch die Annäherung und Modifikation zweier benachbarter Flecke in Verbindung mit einer unbedeutenden Verstärkung der Färbung in eines der sogenannten elliptischen Ornamente umgewandelt werden kann. Diese letzteren Verzierungen sind vielen Personen gezeigt worden und alle haben zugeben, dass sie schön sind. Einige halten sie sogar für schöner als die Kugel- und Sockel-Augenflecken. In der Weise wie Schwungfedern zweiter Ordnung durch geschlechtliche Zuchtwahl verlängert wurden und die elliptischen Ornamente im Durchmesser zunahmen, wurden ihre Farben dem Anscheine nach weniger hell, und es musste nun die Verzierung der Schmuckfedern durch Verbesserung der Zeichnung und Schattierung erreicht werden. Dieser Vorgang ist nun eingetreten bis zur endlichen Entwicklung der wunderbaren Kugel- und Sockel-Augenflecken. In der Weise- und wie mir scheint in keiner anderen- können wir den jetzigen Zustand und den Ursprung der Verzierungen auf den Schwungfedern des Argusfasans verstehen.“

Es sei noch erlaubt, eine andere Stelle aus demselben Werk DARWINS zu zitieren, wo er die Problematik des Argusfasans einleitet: (S. 449) „Der Fall des männlichen Argusfasans ist ausserordentlich interessant, weil er einen guten Beleg dafür bietet, dass die raffinierteste Schönheit nur als Reizmittel für das Weibchen dienen kann und zu keinem anderen Zwecke. Dass dies der Fall ist, müssen wir daraus folgern, dass die Schwungfedern erster Ordnung niemals entfaltet werden und die Kugel- und Sockel-Verzierungen niemals in ganzer Vollkommenheit gezeigt werden, ausgenommen wenn das Männchen die Stellung der Brautwerbung annimt. Der Argusfasan besitzt keine brillanten Farben, so dass ein Erfolg bei der Bewerbung von der bedeutenden Grösse seiner Zierfedern abgehangen zu haben scheint, ebenso wie von der Ausführung der ellegantesten Zeichnungen. Viele werden erklären, dass es vollkommen unglaublich ist, dass ein weiblicher Vogel im Stande sein sollte, feine Schattierungen und ausgezeichnete Zeichnungen zu würdigen. Es ist zweifellos eine merkwürdige Tatsache, dass das Weibchen diesen beinah menschlichen Geschmack besitzen soll. Wer der Ansicht ist, mit Sicherheit die Unterscheidungskraft und den Geschmack der niederen Tiere abschätzen zu können mag leugnen, dass der weibliche Argusfasan solche ausgesuchte Schönheit würdigen könne; er wird dann aber gezwungen sein zuzugeben, dass die ausserordentlichen Stellungen und durch welche die wunderbare Schönheit seines Gefieders vollständig zur Entfaltung kommt zwecklos sind und dies ist eine Schlussfolgerung, welche ich für meinen Teil wenigstens niemals zugeben kann.“

Die hier von DARWIN zuletzt angesprochene Problemstellung über die Rolle des Weibchens, die es bei der phyllogenetischen Entstehung des jetzigen Musters gespielt haben könnte, ist ein Problemkreis der modernen Verhaltensforschung. Diese Tatsache zeigt mit vielen anderen, wie fruchtbar die Gedanken des grossen

englischen Forschers für die Formulierung neuer, wissenschaftlich bearbeitbarer Problemstellungen sind und waren.

Wie sehr sich aber DARWIN über die Schwierigkeit der gestellten Probleme im klaren war, mag eine Stelle aus seinem Briefwechsel mit dem amerikanischen Botaniker und Freunde Darwin's, ASA GREY zeigen. In diesem Brief, datiert vom

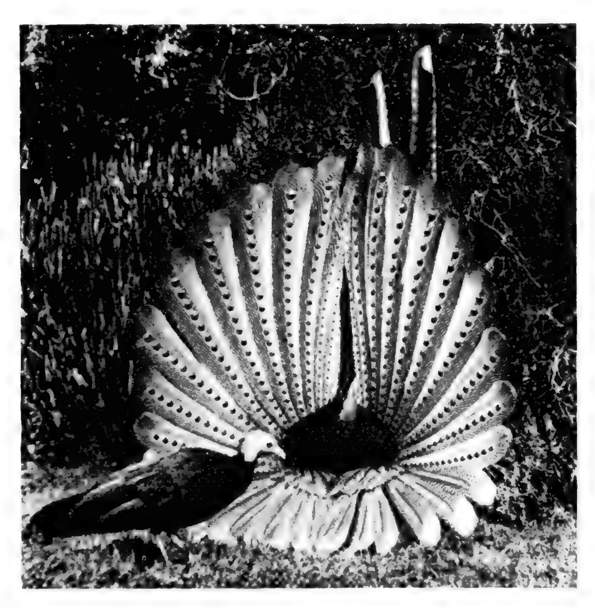


FIG. 14.
Balzender Argusfasan (Aus F. A. ROEDELBERGER *Fauna ferner Inseln*)

3. April 1860, findet sich, ein Jahr nach der Veröffentlichung seines Werkes *Origin of Species*, folgende Stelle:

„I remeber well the time when the thought of the eye made me cold all over, but I have got over this stage of the complaint, and now small trifling particulars of structure often make me very uncomfortable. The sight of a feather in a peacock's tail, whenever I gaze at it, makes me sick" (Auf diese Stelle im Briefwechsel von CH. DARWIN hat mich Herr Prof. A. PORTMANN aufmerksam gemacht.)

DAS BILDUNGSPROBLEM DES ARGUSMUSTERS IN DER SICHT VON O. ZUR STRASSEN

ZUR STRASSEN schreibt in seiner Arbeit (S. 3). *Plastisch wirkende Augflecke und geschlechtliche Zuchtwahl,* 1935: „Aber war denn die DARWIN'sche Deutung die einzig mögliche? Nein. Vielleicht wirken die Augflecke des Argusfasans gar nicht durch ihre Schattierung auf das Weibchen, sondern eben als, Augenflecke,.

d.h. als rundliche andersfarbig umgrenzte, lebhaft abstechende Flecke, wie solche beim Pfau oder Tragopan und anderer Hühnervögel als männlicher Zirat verwendet sind; während die Farbenverteilung die den Eindruck plastischer Schattierungen macht in der Tat ohne Sinn, für die Henne bedeutungslos, eine Laune des Zufalls wäre. Das würde zwar ein merkwürdiger und an und für sich recht unwahrscheinlicher Zufall sein. Aber man entginge doch der unser tierpsychologisches Gewissen so schwer belastenden Notwendigkeit, den Argushennen Interesse und sachliches Verständnis für fein schattierte Bilder zuzuschreiben."

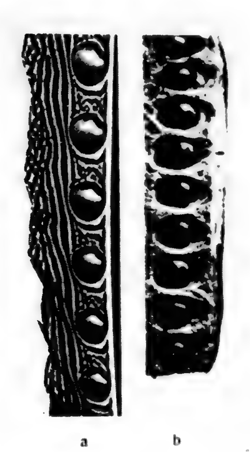


FIG. 15.
Teil einer Armschwinge des Argusfasans. Zum Vergleich daneben ein Stück einer aufgeschnittenen Johannisbrotfrucht; die "Stielchen" nur teilweise erhalten. (Abbildung und Legende aus der Arbeit von O. ZUR STRASSEN)

Durch eine sorgfältige Analyse der plastischen Wirkung des Ozellenmusters bei *Polyplectron* kommt ZUR STRASSEN zum unerwarteten Schluss, dass der Polyplectronhenne das „zugehörige Mass von Kunstverständnis" zuzubilligen sei. Wenn dies aber bei Polyplectron der Fall sei, so wäre dieselbe Leistung der Argushenne möglich. Er schreibt: „Und damit halten wir nun für ganz gewiss, dass Argus- und Polyplectronhennen imstande sind, die mehr oder weniger naturgetreue Darstellung eines körperlichen Gegenstandes unterschiedlich zu erkennen, und dass sie auf Grund dieser Fähigkeit diejenigen Hähne, denen die plastische Wiedergabe am besten gelungen war, bevorzugt haben." Damit ist das Musterproblem, wie es sich für DARWIN noch stellte, auf „mehr oder weniger naturgetreue Darstellung eines körperlichen Gegenstandes" reduziert. (S. 16).

Für ZUR STRASSEN gilt es im Folgenden die Frage zu beantworten, warum denn gerade eine Kugel plastisch wiedergegeben wird und nicht etwa eine Pyramide oder sonst ein Körper. ZUR STRASSEN meint dazu, dass die „ewig hungrige Henne" von demjenigen Männchen sexuell in grösste Erregung versetzt wird dem es durch Zufall gelingt, seine flachen Flecke, die für den Vogel am einfachsten zu bilden seien, zu schattieren. Der Henne werden auf diese Weise Körner vorgetäuscht und es genügt nach ZUR STRASSEN, dass eine Verbindung im Nervensystem der Henne zwischen dem Sexualzentrum und dem Fresszentrum zustande gekommen ist, um bei einem Hahn, der ein sogeartetes „Körnermuster" besitzt stärker erregt zu werden als bei einem Bewerber ohne ausgebildetes Muster.

ZUR STRASSEN zeigt zum Schluss dieser Argumentation ein Bild, das Figur 15 wiedergibt.

„Das Ergebnis ist sehr beruhigend“ schreibt er. „Empfindliche optische Reizbarkeit für rundliche Samenkörner, sowie die Fähigkeit, die Körner an ihrem Schattenwurf als plastisch zu erkennen, reicht für den Umfang des Tatbestandes aus.“ (S. 27).

Zur Strassens Arbeit unternimmt den Versuch aufzuzeigen, dass die Herstellung neuer Beziehungen zwischen schon vorhandenen Strukturen weitreichende Konsequenzen haben kann. Nach ZUR STRASSEN erhält das rezeptorische System der Henne, welches sie für die Futteraufnahme zweifellos besitzt, eine neue Verbindung mit den ebenfalls bereits gegebenen Strukturen des Sexualverhaltens. Diese neue Verbindung reicht aus, um ein neues System zu ermöglichen, indem Nahrungsaufnahme, besondere optische Reizbarkeit, sowie das Sexualverhalten zu wichtigen Systemträgern werden, und daher in gegenseitige Abhängigkeit treten.

Diese neue Konstellation wirkt sich auf die Beziehung Henne-Hahn aus, da einem Hahn, welcher den Anforderungen der Henne besser entspricht, die grösseren Fortpflanzungschancen zugesprochen werden müssen.

Tatsächlich spielt die Futteraufnahme, die zum Beispiel zur rituellen Fütterung der Henne durch den Hahn führen kann, im Balzzeremoniell der Fasianiden eine grosse Rolle, wie die Arbeiten von R. SCHENKEL 1956 und 1958 aufzeigte. Auch wenn man die Erklärung die O. ZUR STRASSEN gibt und seine Reduktionen auf allzu einfache Bedingungen nicht gelten lassen wird, so zeigt doch die ART der Erklärung einen Weg auf, wie evolutions Mechanismen, vielleicht aufgedeckt werden können. Diese Arbeitshypothese verlangt aber auch die Ueberprüfung des konzipierten Modells an der objektiven Wirklichkeit. Aus diesem Grunde möchte ich in Figur 16 eine Armschwinge des Argusfasans zeigen, deren Schönheit das von ZUR STRASSEN gegebene Modell als fragwürdig erscheinen lässt, weil die wunderbare Musterung keinerlei Ähnlichkeiten mit Körnern zeigt.

Zum Schluss dieses dritten Teiles der vorliegenden Untersuchung möchte ich einen Text des Verhaltensforschers KARL LORENZ folgen lassen, der sich in seinem Buche *das sogennante Böse* in folgender Weise zum Musterproblem des Argusfasans äussert: (S. 61) „Wo immer wir extreme Ausbildung bunter Federn, bizarrer Formen usw. beim Männchen finden liegt der Verdacht nahe, dass die Männchen nicht mehr kämpfen, sondern dass das letzte Wort in der Gattenwahl vom Weibchen gesprochen wird und dass dem Mann gegen diese Entscheidung keine „Rechtsmittel“ zur Verfügung stehen. Paradiesvögel, Kampfläufer, Mandarinenten und Argusfasan sind Beispiele solchen Verhaltens. Die Argushenne reagiert auf die grossen, mit wunderschönen Augenflecken gezierten Armschwingen des Hahnes, der in der Balz vor den Augen der Umworbenen spreizt. Sie sind so riesig, dass der Hahn kaum mehr fliegen kann, und je grösser sie sind, desto stärker wird die Henne erregt. Die Zahl der Nachkommen, die ein Hahn in einer gewissen Zeiteinheit erzeugt, steht im geraden Verhältnis zur

Länge jener Federn. Selbst wenn ihm deren extreme Ausbildung in anderer Hinsicht zum Nachteil gereicht, wenn er beispielweise viel früher von einem Raubtier gefressen wird als ein Rivale mit weniger verrückten Uebertreibung des Balzorgans, wird er doch ebensoviel oder mehr Nachkommenschaft hinterlassen als jener, und so erhält sich die Anlage zu gewaltigen Armschwingen, völlig entgegen den Interessen der Arterhaltung. Es wäre genau so gut denkbar, dass die

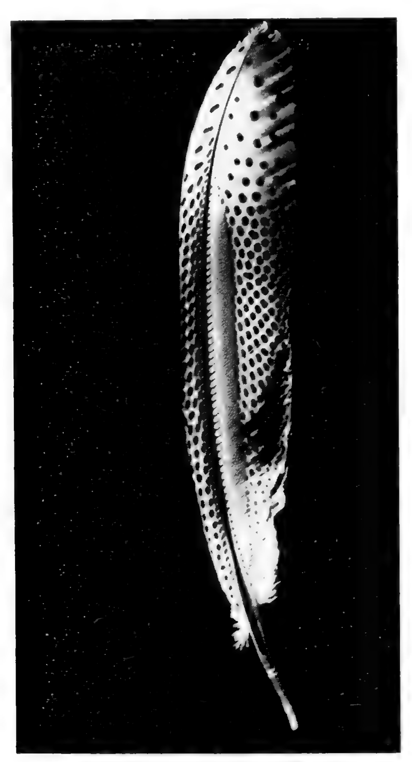


FIG. 16.
Handschwinge eines adulten Argushahnes

Argushenne auf einen kleinen roten Fleck auf den Armschwingen des Männchen reagierte, der beim Zusammenfalten der Flügel verschwände und der der Flug fähigkeit noch der Schutzfärbikeit des Vogels Eintrag täte. Aber die Evolutio des Argusfasans hat sich nun einmal in die Sackgasse verrannt, die darin besteht dass die Männer in Bezug auf möglichst grosse Armschwingen miteinande konkurrieren, mit anderen Worten, die Tiere dieser Art werden niemals di vernünftige Lösung finden und „beschliessen", diesen Unsinn hinfort sein z lassen."

In diesem Text werden verschiedene Aussagen gemacht, von denen ich zwe herausgreifen möchte. K. LORENZ schreibt, dass die Argushenne auf die grossen

mit wunderschönen Augenflecken gezierten Armschwingen des Hahnes reagiere. Meines Wissens gehört die hier als Faktum präsentierte Aussage eher in den Bereich der berechtigten Vermutungen und das Problem, inwieweit die Henne wirklich das Muster des Hahnes „würdigt", ist durchaus offen.

Etwas weiter unten wird die Aussagen gemacht, dass die Nachkommenschaft, die ein Hahn in einer gewissen Zeiteinheit zeuge, in geradem Verhältniss zur Länge der mustertragenden Federn stünden. Eine solche Beziehung ist zwar denkbar, doch gibt es keine Arbeiten, die dieses Problem beim Argusfasan zum Thema hätten.

Es wird niemand im Ernst behaupten wollen er wisse, wie das Muster des Argusfasans in der Stammesgeschichte entstanden sei. Diese Situation mag bedauert werden; sie birgt aber die Möglichkeit in sich, frei von jedem wissenschaftlichen Dogmatismus an die sich stellenden Probleme heranzutreten und ihre Vielschichtigkeit aufzudecken. A. Portmann hat dies zum Beispiel auch für die Argusproblematik in seinem Buch: „Aufbruch der Lebensforschung" getan. Ich möchte mit dem Hinweis auf jene Haltung des sorfältigen Abwägens aller gegebenen Aspekte, die vorliegende Untersuchung schliessen.

Zusammenfassung

Das Problem der Bildungsweise der Ozelle im Federkeim des Argusfasans wird unter geometrischen Gesichtspunkten dargestellt. Das Streckungswachstum der Feder im Federkeim spielt dabei eine wichtige Rolle. Es handelt sich um Transformation einer primären Figur, die dadurch zu jener Ellipse wird, welche nach der Entfaltung der Federäste einen Kreis ergibt.

Im zweiten Teil der Arbeit wird die Veränderung der Zeichnung des Jugendgefieders während dem Heranwachsen des Hahnes untersucht. Es zeigt sich, dass die kreisförmige Ozelle ein Gebilde darstellt, welches durch Zusammentreten von nach und nach gebildeten primären Musterelementen entsteht.

Anhand dreier Texte wird die Evolutionsproblematik des Argusmusters kurz beleuchtet.

Résumé

Le problème de l'ontogenèse de la plume dans son follicule est traité sous un aspect géométrique. Le phénomène de la croissance par allongement des éléments du dessin formés joue un rôle important. Il s'agit de la transformation d'un dessin primaire en une éllipse distincte, qui se transforme en cercle par le déploiement de la plume.

La deuxième partie de ce travail soulève la question du changement du dessin juvénile en dessin adulte. Le résultat montre, que les ocèlles circulaires sont

constitués finalement par des éléments primaire, qui ont été formés pendant la période de croissance du jeune oiseau.

L'explication phylogénétique du dessin Argus soulève des problèmes évoqués par trois textes cités.

SUMMARY

The growing feather within it's follicule is analysed fιom a geometrical point of view. The extension of the feather elements, which are elaborated from an embryonic tissue, is important. This extension leads to the transformation of a primary pattern element into a definite ellipse. The deployment of the feather transforms this ellipse into a circle.

The second part of the present paper analyses the transformation of the juvenile feather pattern into the adult state. This analyse shows that the adult ocellus is formed by the fusion of elements, which are in their turn elaborated from more primitive elements.

Three texts are cited to illustrate some phylogenetic problems of the argus pattern.

LITERATURVERZEICHNIS

Beebe, W. 1936. *Pheasants their lives and Homes.* New York, Zoological Soc.

Brun, R. 1968. *Beitrag zur Kenntnis der Dynamik im Federkeim.* Rev. suisse de Zool. 75: 1056—1063.

— 1969. *Untersuchung über die Dynamik im Federkeim unter besonderer Berücksichtigung der Musterbildung beim Argusfasan.* Acta Zoologica et Pathologica Antwerpiensia, No. 49: 3—64.

Durrer, H. 1965. *Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus (Pavo cristatus).* Rev. suisse de Zool. 72: 263—411.

Darwin, Ch. 1874. *The Descent of Man.*

Henke, K. 1948. *Einfache Grundforgänge in der tierischen Entwicklung* 11. *Ueber die Entstehung von Differenzierungsmustern.* Die Naturwissenschaften, Jahrgang 35, Heft 6.

Lorenz, K. 1963. *das sogenannte Böse.* Dr. G. Berotha-Schoeler Verlag, Wien.

Portmann, A. 1965. *Aufbruch der Lebensforschung.* Rhein Verlag, Zürich.

Roedelberger, F. A. und V. I. Groschoff. 1965. *Fauna ferner Inseln.* Buchverlag Verbandsdruckerei AG, Bern.

Schenkel, R. 1956/1958. *Zur Deutung der Balzleistung einiger Phasianiden und Tetranoiden.* Der Ornithologische Beobachter, Bd 53, No. 5/6; Bd 55, No. 3/4.

Zur Strassen, O. 1935. *Plastisch wirkende Augenflecke und „geschlechtliche Zuchtwahl".* Verlag G. Fischer, Jena.

Sutter, E. 1965. *Zur Jugendmauser des Grossgefieders bei Pfau und Tallegallahuhn.* Journal f. Ornithologie, 107, Heft 3/4: 408—409.

Tome 78, fasc. 1, nº 3: 135-186 — Mars 1971

Vergleichende Untersuchungen an Jynginen und Picinen unter besonderer Berücksichtigung des Vorderhirns

von

Klaus RUGE
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 12 Abbildungen und 53 Figuren

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG

An der Zoologischen Anstalt Basel wurde das Problem der Rangordnung in den letzten Jahren immer wieder bearbeitet. Es wurden Wege gesucht, die Mannigfaltigkeit des tierischen Lebens und Werdens zu ordnen.

Lange Zeit schon ist bekannt, dass im System hochstehende Tiere ein stark differenziertes wohlentwickeltes Gehirn aufweisen. Versuche lehrten, dass beim Vogel die Steuerung des Balzverhaltens und des sozialen Verhaltens vom Vorderhirn geleistet wird. Die Vielfalt der nervösen Organisation ist in der qualitativen und quantitativen Hirnausbildung ausgeprägt.

Diese Erkenntnis veranlasste verschiedene Autoren zu dem Versuch, die Gehirnausbildung quantitativ zu erfassen. Die kritische Auseinandersetzung mit älteren Methoden der Indexbestimmung — besonders mit dem Verfahren von Dubois — lenkten Portmann auf neue Wege. Seit 1946 arbeitet er an der Aufstellung von intracerebralen Indices. Die Fragen dieses Arbeitsgebiets hat Portmann in *Cerebralisation und Ontogenese* (1962) umfassend behandelt.

Portmann geht von der Vorstellung aus, Teile des Gehirns, die höhere Funktionen leisten (Grosshirn, Kleinhirn, Mittelhirn zu einem Gehirnteil mit elementaren Strukturen in Beziehung zu setzen. Dieser elementare Hirnteil wurde im Stammrest gefunden. (Den Stammrest erhält man, wenn man Hemisphären, Cerebellum und die Lobi optici vom Gesamthirn ablöst.) Wählt man als höhere Integrationsorte Gross-, Klein- und Mittelhirn, so hat man zugleich Gebiete, die morphologisch leicht zu erfassen sind.

Stammrestgewicht und Körpergewicht stehen in einem gruppentypischen Verhältnis. Untersuchungen an vielen Tieren zeigten, dass auch der Stammrest selbst evoluiert. Vermehrt das Vorderhirn zum Beispiel seine Masse, drückt sich das auch in einer Vergrösserung des Hirnstamms aus. Die Ausdehnung der Kerngebiete und Leitungsbahnen im Stammhirn nimmt zu.

Um jedoch die intracerebralen Indices als allgemeinen Ausdruck der Differenzierungshöhe verwenden zu können, suchte Portmann nach einer Masseinheit, die möglichst wenig von den höheren Integrationsorten beeinflusst würde. Als Masseinheit diente der Stammrest jener Vogelgruppe, die den kleinsten Stammrest im Verhältnis zum Körpergewicht aufweist.

Innerhalb der Vogelordnungen entspricht das Verhältnis Körpergewicht zu Stammrestgewicht einer Exponentialfunktion. Tragen wir das Verhältnis log — Körpergewicht zu log — Stammhirngewicht in ein Koordinatensystem, so erhalten wir eine mehr oder weniger stark ansteigende Gerade. Den geringsten Anstieg zeigt die Gerade der Hühnervögel. Bei den Hühnervögeln begegnet uns demnach die geringste Stammrest-Evolution.

PORTMANN erhielt seine Indexzahlen, indem er die höher integrierten Hirnteile irgendeines Vogels mit dem Stammrest eines gleich grossen Hühnervogels verglich. Den Stammrestwert der Hühnervögel nannte er Grundzahl (chiffre basal PORTMANN, 1946). Natürlich mag es bei fossilen Formen niedrigere Grundzahlen gegeben haben, als wir sie bei den rezenten Hühnervögeln finden. Doch spricht das nicht gegen die Methode von PORTMANN, die ja nur Möglichkeiten des Vergleichs schaffen will. Mit Hilfe der logarithmischen Geraden lassen sich auch für Körpergrössen bzw. für Körpergewichte von Hühnervögeln, die es tatsächlich nicht gibt, hypothetische Grundzahlen errechnen. Das gibt uns die Möglichkeit für jede Vogelart — ganz gleich, wie schwer sie sein mag — die entsprechende Grundzahl zu bestimmen.

Die vorliegende Arbeit hat diese Indexzahlen von PORTMANN zur Grundlage. Vergleichen wir nämlich die intracerebralen Indices innerhalb der Familie der *Picidae*, erstaunt uns der gewaltige Sprung im Hemisphärenindex von den Jynginen zu den Picinen.

Familie: *Picidae*	Körpergewicht in g	Grundzahl	Stammrest	Lobus opticus	Cerebellum	Hemisphären	Zahl der analysierten Tiere
U. Fam. *Jynginae :*							
Jynx torquilla L. . . .	37	0,107	1,21	0,82	0,86	4,625	4
U. Fam. *Picinae :*							
Dendrocopos medius L. .	58	0,135	1,56	1,04	1,63	11,04	1
Dendrocopos major L. .	80	0,159	1,85	1,04	1,76	12,35	7
Picus canus Gm. . . .	122	0,199	1,53	1,21	1,76	12,91	2
Picus viridis L.	200	0,257	1,87	1,03	1,63	12,53	3
Dryocopus martius L. .	300	0,318	2,48	1,26	2,00	19,35	1

Der Wendehals (*Jynx torquilla* L.) hat einen Hemisphärenindex von nur 4,6, der Grosse Buntspecht (*Dendrocopos major* L.) weist einen Index von 12,4 auf. Diese eindrückliche Vergrösserung der Hemisphären fordert zum cytoarchitektonischen Studium auf. Der Index erfasst ja das Hirn als Gesamtheit. Die einzelnen striatalen Anteile sind in ihrer evolutiven Wertigkeit durchaus nicht gleich. Und dort, wo die Massenentwicklung so unterschiedlich ist, kann man (eindeutige) evolutive Merkmale vermuten.

Die Erforschung des Hirnaufbaus ist indessen nur eine Möglichkeit, den Rang einer Tierart zu ergründen. Ich will deshalb versuchen, auch von anderer Seite diese Frage zu betrachten. Bei meinen Untersuchungen fiel mir zum Beispiel

die extrem kurze Brutzeit beim Buntspecht auf. Auf den folgenden Seiten wird der Grosse Buntspecht — *Dendrocopos major* L. — kurz als Buntspecht bezeichnet. Damit ergab sich die Frage: wird der Buntspecht noch unreifer geboren als andere hoch evoluierte Vögel oder verläuft seine Embryonalentwicklung besonders rasch?

Zweifellos gibt es eine Parallele zwischen Hirnausbildung und Verhalten. Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Wulst sind beim Vogel jene Gebiete, die alle höheren Leistungen steuern. Zwar fehlt bis heute jede Grundlage, Verhaltensmerkmale histologisch zu erfassen. Auch ist es nicht gelungen, einem Ausdruck des Verhaltens eine Messzahl zuzuordnen. Doch lassen sich bei verschieden evoluierten Tieren derselben Gruppe verschiedene Grade der Differenzierung beim gleichen Verhaltensmerkmal feststellen. Auf die Bedeutung der Verhaltensforschung bei taxonomischen Fragen hat LORENZ (1935) hingewiesen.

Bei meinen Arbeiten habe ich versucht, auch den Verhaltensvergleich bei der Beurteilung der Ranghöhe einzubeziehen. Allerdings kann die Verhaltensanalyse noch nicht die gleiche Klarheit erreichen, wie sie bei bekannteren Arten erzielt wird. Die Studie über den Verhaltensvergleich von Picinen und Jynginen, eine kurze Abhandlung über den Vergleich der Ontogenese, sowie eine ethologische und brutbiologische Arbeit über den Wendehals werden im Ornithologischen Beobachter veröffentlicht.

Die vorliegende Arbeit ist unter Leitung von Herrn Professor Adolf Portmann entstanden. Ihm verdanke ich die Anregung, mich mit dem Rangordnungsproblem bei Spechten und Wendehälsen zu befassen. Vor allem aber danke ich Herrn Professor Portmann für die vielfältigen Anregungen, die mir während meiner Arbeit an der Zoologischen Anstalt Basel durch ihn zuteil wurden. Ferner gilt mein Dank Herrn Professor Stingelin für seine stete Bereitschaft zur Diskussion.

Das Kreisforstamt Segeberg erlaubte mir, meine Untersuchungen im Segeberger Forst durchzuführen, bei denen mir besonders Herr Rüge wertvolle Hinweise gab. Dank der Gastfreundschaft von Herrn Doktor Lukas Hoffmann, Camargue, hatte ich die Möglichkeit, Wendehalsmaterial zu sammeln. Die Vogelwarte Sempach und der Zoologische Garten Basel stellten mir verletzte Spechte zur Verfügung.

Ganz besonders bin ich Herrn Doktor Claus König und seinem Mitarbeiter Karl Schwammberger von der Staatlichen Vogelschutzwarte für Baden-Württemberg für viele Hilfen und Angaben verpflichtet. An Doktor Königs Institut habe ich einige Monate lang eingehende Untersuchungen an Wendehälsen durchführen können. Herrn Professor Werner Stingelin danke ich für die Einwilligung, Abbildungen aus seinen Arbeiten verwerten zu dürfen.

2. LITERATUR

Da in den Arbeiten von Stingelin (1956, 1958) die wesentliche Literatur über das Vogelhirn aufgeführt wird, kann ich darauf verzichten, sie hier aufzuzählen. Besonders die Publikationen über das Vogelvorderhirn hat Stingelin ausführlich diskutiert.

Für die Abklärung der topographischen Verhältnisse in den striatalen Gebieten war mir die Arbeit von Huber und Crosby (1929) über das Sperlingshirn wichtig. In der Nomenklatur habe ich mich nach Kappers, Huber, Crosby (1960) gerichtet.

Die zahlreichen Arbeiten von Craigie und Horne aus den Jahren 1930-1940 über die Ausbildung corticaler Gebiete und die Arbeit von Durward (1932) über das Kiwigehirn interessierten mich vor allem wegen der starken Ausprägung des Hippocampusgebiets bei den Piciden.

Ausser einer Arbeit von Dennler (1919) sind mir keine Untersuchungen bekannt, die sich speziell mit Spechten befassen. Dennler hat die äussere Morphologie von Specht- und Wendehalsgehirnen untersucht. Auf Grund seiner Befunde glaubt er folgern zu müssen, dass die Einordnung der Jynginen unter die Piciden vom hirnanatomischen Standpunkt aus nicht gerechtfertigt ist.

1921 publizierte Dennler eine vergleichende Arbeit, in der er den Sagittalwulst an einer Reihe von Vögeln, u.a. auch um Grünspecht, untersucht. Nach der äusseren Gestalt stellt Dennler den Wendehals zum Lariden-Typ.

Schon Bumm veröffentlichte 1883 Hirnindexwerte, die auffällige Unterschiede der Cerebralisation bei den Vögeln aufdeckten. Der Wendehals wird in seiner Arbeit nicht erwähnt. Doch finden sich im Anhang einige Sagittalschnitte durch das Gehirn vom Mittelspecht (*Dendrocopos medius* L.) abgebildet.

Im Material Küenzis, der die äussere Morphologie des Vogelhirns bearbeitet hat, war auch der Grünspecht vertreten.

Craigie (1940) gibt eine kurze Beschreibung der medianen Ventrikelwand von Downy Woodpecker = Dunenspecht (*Dendrocopos pubescens*). Leider findet sich bei ihm keine Abbildung des Spechthirns.

Die Angaben über Spechthirne sind also nur spärlich und bis auf eine Ausnahme werden Befunde an Spechthirnen nur nebenbei erwähnt.

Biometrische Arbeiten über Spechte und Wendehälse wurden bereits in den Jahren um 1940 in Zusammenarbeit mit der Zoologischen Anstalt Basel publiziert (Bussmann 1946, Sutter 1941; 1943). Sutter hat auch schon Unterschiede im Wachstum herausgestellt und brutbiologische Daten von Spechten und Wendehälsen verglichen.

3. METHODIK

Für den Vergleich der äusseren Form verwertete ich einmal jene Hirne, die später zu Schnittpräparaten verarbeitet wurden. Ausserdem standen mir einige Hirne aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel zur Verfügung. Schliesslich waren für den Vergleich der äusseren Morphologie auch noch jene Hirne zu verwerten, die nicht frisch fixiert werden konnten. Für histologische Schnitte wurden ausschliesslich frische Hirne gebraucht (Toleranz höchstens 2 Stunden).

Folgende Arten habe ich untersucht:

Wendehals	*Jynx torquilla* L.
Grosser Buntspecht	*Dendrocopos major* L.
Grünspecht	*Picus viridis* L. (makroskopisch)
Grauspecht	*Picus canus* Gm.
Schwarzspecht	*Dryocopus martius* L. (nur makroskopisch)

Die Liste gibt Aufschluss über Fundort und Alter der verwendeten Tiere.

Liste der für den histologischen Vergleich verwendeten Tiere.

Grosser Buntspecht (*Dendrocopos major* L.)

Bezeichnung	getötet	Alter	Fangort	Fixierung	Schnittrichtung
BuD	9. 6.64	iuv.	Ludwigsburg	Bouin	quer
BuE	31. 7.64	iuv.	Ludwigsburg	Bouin	längs
BuF	15.12.64	?	Ludwigsburg	Bouin	längs
GB I		Schlüpftag im Ei	Wahlstedt	Bouin	quer
GB II		frisch geschlüpft	Wahlstedt	Bouin	quer

Grauspecht (*Picus canus* Gm.)

AC	29. 6.65	iuv.	Endingen (AG)	Bouin	längs

Wendehals (*Jynx torquilla* L.)

Bezeichnung	getötet	Alter	Fangort	Fixierung	Schnittrichtung
WA	14. 9.62	?	Tour du Valat	Bouin	längs
WB	14. 9.62	?	Tour du Valat	Bouin	quer
WC	3.64	ad.	Ludwigsburg	Bouin	längs
WE	22. 9.62	?	Tour du Valat	Bouin	längs
WF	8. 7.64	ad.	Basel	Bouin-Dub.	quer
WG	25.11.63	iuv.	Ludwigsburg	Bouin	längs
WH	18. 4.64	ad.	Basel	Bouin	längs
WI		Schlüpftag	Basel	Bouin	quer

Fixiert habe ich meistens in wässrigem Bouin. Einige Gehirne wurden auch in Formol oder nach einer der Methoden von Bodian fixiert.

Bodian'sche Fixierung: 90 ml Alkohol 80%; 5 ml Formol 40%; 5 ml Eisessig. Zunächst wurden die Präparate in Alkohol steigender Konzentration gebadet, dann in Methylbenzoat und Benzol kurze Zeit aufbewahrt und schliesslich in Paraffin eingebettet. Da sich die so behandelten Spechthirne nicht gut schneiden liessen, wählte ich einen anderen Weg. Entwässerte ich die Gehirne über Tetrahydrofuran statt in Methylbenzoat und Benzol, erhielt ich gut schneidbare Präparate.

Wenn es die Objekte zuliessen, habe ich 10—15 *ü* dick geschnitten. Gefärbt wurde überwiegend mit Kresyl-Violett (Kresylviolettfärbung nach PISCHINGER/ROMEIS 1748, modif. nach STINGELIN) oder kombiniert Luxol-Kresyl-Violett. Einige Schnitte wurden zur Darstellung der Neurofibrillen nach BODIAN mit Albumosesilber behandelt. Das embryonale und postembryonale Specht-Material wurde ausschliesslich mit Luxol-Kresyl-Violett gefärbt.

Entwässerung von Vogelhirnen bis zur Grünspechtgrösse

Die Bouin-fixierten Gehirne habe ich in Alkohol aufbewahrt.

1. Tag nachts Tetrahydrofuran I
2. Tag morgens THF II
   mittags THF III
   nachts THF IV
3. Tag THF/Paraffin 42 im Verhältnis 1:1 bei 45° C
4. Tag morgens Paraffin 42
   mittags Paraffin 52
   abends Paraffin 58
5. Tag Einbettung

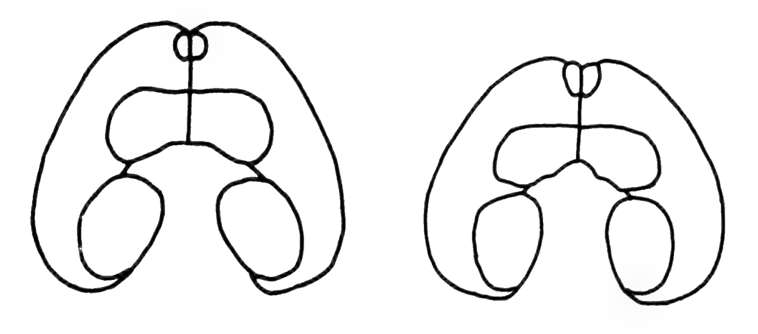
Die Paraffin-Zeiten können ohne Nachteil verlängert werden. Bei grösseren Hirnen empfiehlt sich das allgemein.

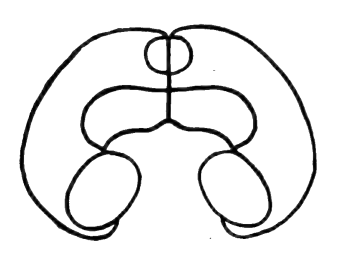
4. MAKROSKOPISCHER VERGLEICH VON SPECHTHIRNEN MIT DEM GEHIRN VOM WENDEHALS

Die Beschreibung der äusseren Form ist weniger ergiebig als die histologische Analyse der Gehirnschnitte. Ich konnte feststellen, dass die Art der Fixierung und wohl auch der Zustand der Gehirne mit darüber entscheiden, ob Furchen gut erkennbar sind oder nicht. Das betrifft natürlich vor allem wenig ausgeprägte Strukturen. Vermutlich schrumpfen die einzelnen striatalen Gebiete in den unterschiedlichen Fixierungsflüssigkeiten verschieden stark.

Spechttyp, ventral: (Abb. 1)

In der basalen Ansicht wirkt das Schwarzspechthirn wie ein dem Quadrat angenähertes Trapez. Auch die Umrisse von Grün- und Grauspecht entsprechen diesem Typ, der Grünspecht mehr, der Grauspecht weniger. Der basale Umriss





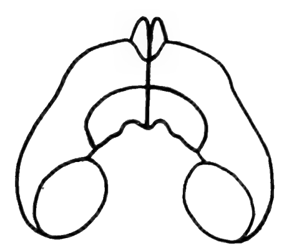


Abb. 1
Gehirne in ventraler Ansicht
oben: *Picus viridis*, *Picus canus*
unten: *Dendrocopos major*, *Jynx torquilla*

vom Buntspecht wirkt mehr herzförmig. Diese Unterschiede im Umriss werden durch die verschieden starke Ausbildung der temporalen Vorwölbung bewirkt. Beim Schwarzspecht überragt die temporale Vorwölbung die rostrale Vorwölbung lateral nur schwach. Beim Buntspecht ist die temporale Vorwölbung stark ausgeprägt. Auf der Basisfläche ist beim Schwarzspecht eine flache Grube ausgehöhlt (Augengrube). Bei Grün-, Grau- und Buntspecht ist diese Grube etwas tiefer. Zwischen rostraler und temporaler Vorwölbung bindet sich beim Grauspecht eine flache Delle, die *Fissura Sylvii*.

Die Medianfurche -- sie trennt die beiden Hemisphären — ist bei den Spechten ziemlich tief.

Bei den untersuchten Spechten ist die Fissura ventralis (EDINGER: *Fissura limbica externa*) gut erkennbar. Doch ist sie nur in ihrem mittleren Teil etwas vertieft. Diese Fissur läuft vom Zwischenhirn aus zunächst ein kleines Stück latero-rostral; dann biegt sie nach medial um. An der Umbiegungsstelle trifft sie auf eine Markfaserung (Brachium, lat. Vorderhirnbündel), die dem Verlauf der Fissura ventralis nach rostral folgt. Kurz vor dem gut ausgebildeten Bulbus olfactorius sind Fissur und Markfaserung nicht mehr zu erkennen. Bei den übrigen Spechten finden sich grundsätzlich gleiche Verhältnisse. Bei den Spechten ragt der Occipitalpol in der ventralen Ansicht caudal noch unter den Lobi optici heraus. Die Stellung der Lobi optici zur Längsachse erscheint beim Schwarzspecht am steilsten.

Wendehals, ventral:

Der basale Umriss vom Wendehalshirn wirkt herzförmig und ist jenem vom Buntspecht am ähnlichsten. Der Rostralpol lädt weit nach vorn aus. Die Augengrube ist beim Wendehals wesentlich tiefer als bei den Spechten. Besonders auffällig ist das bei formolfixierten Präparaten zu sehen. Zwischen Rostral- und Temporalpol sehen wir eine flache Delle (*Fossa praetemporalis*, DENNLER, 1919), ähnlich wie beim Grauspecht. Im Gegensatz zu den Spechten ist die Medianfurche beim Wendehals flach, die Hemisphären klaffen weniger auseinander. Ebenso ist die Fissura ventralis beim Wendehals kaum vertieft. Im ganzen gesehen wirkt das Wendehals-Grosshirn weit weniger skulpturiert. Schwache Skulpturierung der Hemisphären ist ein Merkmal indexniedriger Formen (STINGELIN, 1958).

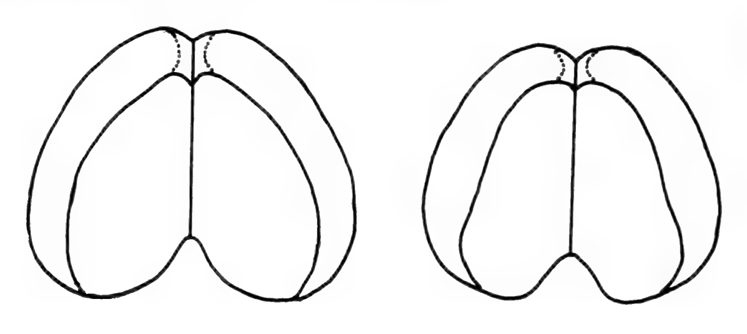
Das Basalfeld steigt gegen sein Zentrum an. Die Markfaserung liegt der Fissura ventralis nicht unmittelbar an, sondern läuft etwas lateral parallel zu ihr. Sie ist übrigens nur am formolfixierten Gehirn gut zu erkennen. Die Lobi optici überragen den Hemisphärenrand caudal.

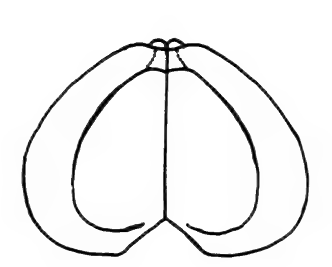
Spechttyp, dorsal: (Abb. 2)

In der dorsalen Ansicht wirken die Gehirne von Schwarz-, Grau- und Grünspecht länglicher als das Hirn vom Buntspecht. Das Buntspechthirn erscheint kürzer, so als wäre es durch Druck von vorn gestaucht worden. Es sieht so aus, als wäre das ganze Hirn dadurch aufgewölbt. Es ist viel stärker skulpturiert als die Gehirne der anderen Spechte.

Der paarige Bulbus olfactorius ist von dorsal nicht zu sehen. Der Wulst ist breit. Er reicht bis an den caudalen Hemisphärenrand. Die Vallecula ist nur im rostralen Teil deutlich vertieft. Rostral hebt sich der Wulst als starke Wölbung

vom Stirnhirn ab. Der Occipitalpol ist stark ausgeprägt. Das Kleinhirn schiebt sich zwischen die caudalen Hemisphärenbereiche.





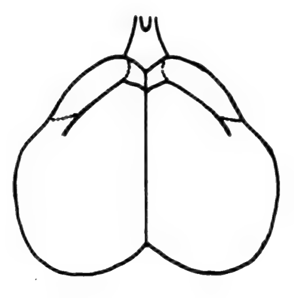


ABB. 2

Gehirne in dorsaler Ansicht
oben: *Picus viridis, Picus canus*
unten: *Dendrocopos major, Jynx torquilla*

Wendehalstyp, dorsal:

Das Wendehalshirn wirkt in dorsaler Ansicht herzförmig. Die Hemisphären machen einen ausgesprochen flachen Eindruck. Beim Wendehals sind die Bulbi olfactori auch von oben her gut sichtbar. Die Grösse des Bulbus olfactorius bei verschiedenen Individuen variiert beträchtlich (Abb. 3). Der Wulst ist schmaler als bei den Spechten, doch reicht er auch beim Wendehals bis zur Kleinhirneinbuchtung.

Im Gegensatz zu den Spechten ist die Vallecula kaum ausgeprägt. Die temporale Vorwölbung erscheint auch bei der Betrachtung von dorsal stark betont.

Die rostrale Vorwölbung ist deutlich abgesetzt. Sie wirkt flach und scharfkantig. Zwischen Frontalpol und Temporalpol ist die Fossa praetemporalis DENNLER zu sehen. Der Occipitalpol verdeckt die caudalen Bereiche der Lobi optici nicht; er ist weniger mächtig als bei den betrachteten Spechten.

Das Kleinhirn wird nur wenig von den Hemisphären eingefasst. Im Bau des Kleinhirns unterscheiden sich Spechte von Wendehälsen deutlich. Beim Wendehals ist ein distaler Ast weniger als bei den Spechten (BRANDIS 1896). BRANDIS weist den Spechten auf Grund seiner Untersuchungen am Kleinhirn einen höheren Rang zu als den Wendehälsen.

Spechte zeigen stärkere Skulpturierung sowohl im basalen als auch im dorsalen Aspekt. Ventral ist zum Beispiel die Fissura ventralis stärker vertieft, dorsal fällt die mächtige Wulstentwicklung auf.

Das Wendehalsgehirn dagegen ist flacher, gestreckter, so wie wir es von niedrig cerebralisierten Vogelformen kennen. Schon die Betrachtung der äusseren Morphologie des Grosshirns lässt vermuten, dass wir es bei den Spechten mit der höher evoluierten Gruppe zu tun haben.

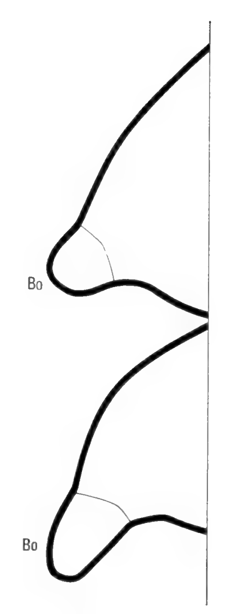


ABB. 3

Verschiedene Bulbusausprägung beim Wendehals. Ob Präparation oder Fixierung die verschiedene Ausprägung bewirkt haben, liess sich nicht nachprüfen. Beide Gehirne wurden in Bouin fixiert.

5. HISTOLOGISCHER VERGLEICH

5.1. DIE HISTOLOGISCHE GLIEDERUNG DES PICIDEN-GEHIRNS

Schärfer als im makroskopischen Formvergleich lassen sich die Unterschiede und Gemeinsamkeiten der Grosshirn-Hemisphären von Picinen und Jynginen im histologischen Schnitt erfassen. Als Vertreter der Picinen wählte ich den Grossen Buntspecht, *Dendrocopos major* L. = Bu. Aus der Unterfamilie der Jynginen untersuchte ich die einheimische Art *Jynx torquilla* L., den Wendehals = W.

Um den Typus des Vogelhirns zu vergegenwärtigen, bringe ich einen Längsschnitt durch das Grosshirn des Haussperlings, Passer domesticus, Taf. I, Fig. 2.

Wulst, Hyperstriatum ventrale und Neostriatum sind gut entwickelt. Der Ventrikel liegt nahe der Hemisphärenwand. Caudal schliesst sich an den Ventrikel nur eine schmale Hippocampusregion.

Betrachtet man dagegen einen entsprechenden Längsschnitt vom Wendehals unmittelbar in der Nähe der medianen Hemisphärengrenze, Taf. I, Fig. 1 (WH 69),

ist man überrascht, dass der Ventrikel im Gegensatz zum Bild beim Sperlingshirn im Zentrum des Schnitts liegt.

Die Lamina frontalis suprema erstreckt sich von der dorsalen Ventrikelkante bis zur Vallecula. Dorso-caudal liegt der Wulst noch eine Strecke lang dem Ventrikel an. Das Hyperstriatum dorsale ist eine schmale Lamelle. Das Hyperstriatum ventrale ist frontal ziemlich breit. Das Neostriatum ist besonders caudal viel schwächer ausgebildet als beim Specht (Taf. I, Fig. 3). Der frontale und caudale Abschnitt sind durch eine schmale Brücke verbunden. Der Bulbus olfactorius ist stark ausgeprägt. Er ist massiv. Bei der Serie WG ist er viel länger als bei der Reihe WH (Vergleich: WH 76 und WG 34 — beide Schnitte liegen nahe der medianen Hemisphärenwand.) Mein Material ist nicht umfangreich genug, um abzuklären, ob es sich dabei um individuelle Unterschiede oder Einflüsse der Präparation beziehungsweise der Fixierung handelt.

Von der Hemisphäre ist der Bulbus olfactorius dorsal und ventral durch eine sanfte Delle abgesetzt. Mächtig entwickelt sind die archipallialen Anteile des caudalen Hemisphärenbereichs: An die „intercalated cells" — dorsal vom Ventrikel — schliesst sich der Parahippocampus an. Nach ventral folgt der eigentliche Hippocampus. Das Primordium Johnstoni ist durch eine kernfreie Zone vom Hippocampus getrennt.

In dem entsprechenden Schnitt durch die Buntspechthemisphäre (Fig. 3) liegt der Ventrikel viel weniger weit zentral. Der Wulst wirkt nicht viel mächtiger als beim Wendehals. Doch erscheint das ganze Gehirn stärker aufgewölbt. Auch beim Buntspecht erstreckt sich der Wulst von der dorsalen Ventrikelkante noch ein Stück nach caudal. Die Lamina-hyperstriatica verläuft von der Vallecula aus zunächst ein Stück nach caudo-ventral. Kurz hinter dem Bulbus biegt sie um und steigt steil nach dorsal. Dann führt sie in einem leichten Bogen nach caudo-dorsal. Dieser Verlauf der Lamina hyperstriatica bewirkt, dass das Hyperstriatum ventrale zapfenförmig in das Neostriatum hineinragt. Beim Buntspecht ist das Neostriatum weit mächtiger ausgebildet als beim Wendehals. Das Palaeostriatum zeigt bei Buntspecht und Wendehals auf diesen Schnitten etwa gleiche Ausbildung. Die archipallialen Bereiche sind zwar sehr stark ausgeprägt, jedoch viel geringer als beim Wendehals. Die Gliederungen der caudalen Hirnzonen entsprechen einander. Während der Wendehals-Ventrikel einen Bogen beschreibt, weist der Ventrikel beim Buntspecht deutlich zwei Schenkel auf. Eine ungewöhnlich tiefe Furche setzt den Bulbus von der Hemisphäre ab. Die tiefe Trennfurche beschreibt auch CRAIGIE (1940) für *Dendrocopos pubescens* (Downy woodpecker). Der Bulbus hat wie beim Wendehals keinen Ventrikel.

Auf einem Schnitt durch das Wendehalsgehirn weiter lateral Taf. II, Fig. 4 (WH 65) macht der Ventrikel — wie ich schon anführte — einen leichten Bogen nach caudal. Die striatalen Gebiete wirken mehr aufgetürmt als beim Specht. Vor allem das Palaeostriatum ist höher als lang.

Fig. 6 (WH 61) stellt einen Schnitt etwas weiter lateral als Fig. 1 (WH 69) dar. Die dorsale Ventrikelkante weist nach caudal. Caudal finden wir wieder die stark ausgebildete archipalliale Region. Die „intercalated cells" der Lamina suprema sind jetzt deutlich zu erkennen. Ein ovaler bis runder Kernkomplex (kleinzellig) unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante gehört zweifellos zu dieser Zellgruppe. Ich will ihn *Nucleus der intercalated cells* nennen (N.i.c.). Das Hyperstriatum dorsale ist jetzt mächtiger. Die anderen striatalen Felder haben sich kaum verändert. Der Bulbus ist nicht mehr auf den Schnitten zu sehen. Beim etwa entsprechenden Buntspechtschnitt Taf. II, Fig. 7 (BuE 87) sind intercalated cells und Hyperstriatum dorsale jetzt gut ausgeprägt. Das Hyperstriatum ventrale und das Neostriatum nehmen einen grossen Raum ein. Das Palaeostriatum erscheint beim Buntspecht gestreckter als beim Wendehals.

Bei den folgenden Skizzen von Längsschnitten stehen jeweils eine Buntspecht und eine Wendehalsgehirn-Skizze aus etwa entsprechenden Gebieten nebeneinander. Da die Skizzen viel einprägsamer sind als ein Text, verzichte ich auf die Beschreibung der einzelnen Felder und Grenzlinien.

Auf den Figuren 8 und 9 ist im Frontalpol der Hemisphären deutlich ein Nucleus basalis zu erkennen. Er hebt sich durch dichte Zellagerung vom Neostriatum ab. Das Primordium Johnstoni wird auf diesen Schnitten nicht mehr getroffen. Auf den folgenden Schnitten erscheint zunächst das Archistriatum und dann das Ectostriatum. Der Verlauf der Lamina hyperstriatica ist bei Specht und Wendehals gleichsinnig.

In lateraleren Hemisphärenbereichen Taf. III, Fig. 12 u. 13 (WH 105, BuE 35) verschwinden allmählich die Wulstanteile: das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale.

Querschnittserie

Zur Einführung will ich den Längsschnitten noch zwei Querschnittserien durch Specht- und Wendehalshirne folgen lassen. Bei der Buntspechtserie ist die Vallecula gut zu erkennen. Beim Wendehals ist der Wulst weniger deutlich abgesetzt. (Auch scheint die WF-Serie durch die Fixierung etwas deformiert zu sein). Die Lamina hyperstriatica ist im lateralen Bereich sehr undeutlich. Sie ist fast nur an der Ausrichtung der Zellen zu erkennen. In Taf. IV, Fig. 22 u. 23 (WF 22 und BuD 67) sind ausser dem Archistriatum alle striatalen Regionen gut ausgebildet. Das Hippocampusgebiet im dorso-lateralen Bereich ist in dieser Schnittebene noch klein. Beim Wendehals nimmt es einige Schnitte weiter caudal zu. Auf Taf. V, Fig. 25 (WF 29) zeigt es schon die typische Gliederung in Hippocampus, Parahippocampus und Primordium Johnstoni. Der Schnitt führt gerade durch die Commissura anterior. Ein Schnitt durch das Buntspechthirn auf gleichem Niveau Fig. 24 (BuD 91) zeigt eine schwache Hippocampusausbildung. Das Archistriatum ist noch verhältnismässig kleiner als beim Wendehals. In caudaleren Bereichen

zeigen Specht und Wendehals eine gut ausgebildete Hippocampusregion: Fig. 26 und 27 (BuD 159 und WF 35). Noch weiter caudal ist nur noch der dorsale Teil der Hippocampusregion massenmässig stark ausgeprägt. Das Hyperstriatum dorsale verschwindet allmählich (Fig. 28 und 29/WF 45, BuD 191) und auch das Hyperstriatum accessorium nimmt ab. Die grösste Fläche nimmt das Neostriatum ein. Lateral vom verschwindenden Archistriatum ist das periamygdalare Corticoidlager ausgebildet (C).

Die Zellbezirke von Hyperstriatum dorsale und Hyperstriatum ventrale sind in Ventrikelnähe gut unterscheidbar. Weiter lateral ist die Grenze nicht mehr klar zu erkennen.

Die Begrenzung zur peripheren Corticoid-Schicht ist nicht abgesetzt. Das Hyperstriatum dorsale ist an seinen grossen, dunkel gefärbten Zellen gut auszumachen, auch in den frontalen Bereichen, wo das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale nicht mehr durch die intercalated cells getrennt sind. Die intercalated cells sind klein und rund.

Das Neostriatum von Buntspecht und Wendehals wirkt sehr homogen. Will man es dennoch in Neostriatum frontale, mediale und caudale gliedern, so gibt es dafür weniger histologische als topographische Gründe.

Um weitere Varianten des Picinenhirns kennenzulernen, untersuchte ich die Gattung *Picus*. Leider war nur eine Längsschnittserie eines iuvenilen Grauspechts (*Picus canus* Gm.) histologisch verwertbar.

An Schnitten nahe der Medianen, Taf. VI, Fig. 34 (AC 123 entspricht etwa Taf. I, Fig. 3) fällt auf, dass der Ventrikel weiter nach vorn reicht als beim Buntspecht. In meinen Präparaten hat der Ventrikel ein grosses Lumen. Die dorsale Ventrikelkante wird auf Schnitten weiter lateral deutlich zweizipfelig. Eingebettet zwischen die beiden Zipfel des Ventrikelhorns liegt der Nucleus der intercalated cells.

Vom ventralen Ast der dorsalen Ventrikelkante aus verläuft die Lamina superior bis zur gut erkennbaren Vallecula. Eine Lamina suprema konnte ich nicht feststellen. Es ist denkbar, dass diese Lamelle bei meinem recht jungen Vogel noch nicht voll entwickelt gewesen ist.

Ich konnte im deutlich abgesetzten Wulstgebiet erkennen, wie sich der Nucleus der intercalated cells nach frontal fortsetzte. Eine klare Grenze zwischen Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum dorsale habe ich nicht gefunden. Trotzdem war an der Zellfärbung, am Zellumriss und an der Zell-Lagerung auszumachen, dass der Wulst in Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum dorsale gegliedert ist.

Im Frontalpol ragt das Hyperstriatum ventrale spechttypisch wie ein Zapfen ins Neostriatum.

Wie beim Buntspecht ist die Hippocampusregion gut ausgeprägt. Auch beim Grauspecht finden wir die typische Hippocampusgliederung.

Der Parahippocampus ist nur undeutlich abgesetzt. Archistriatum und Ektostriatum scheinen schwach ausgebildet zu sein. Da eine Betrachtung der Zelltypen der striatalen Gebiete keinen Hinweis auf „höhere“ Differenzierung gibt, will ich auf die Untersuchung des zellulären Aufbaus verzichten. ROSE (1914) schrieb, dass Zellen verschiedenster Gestalt im ganzen Vorderhirn gefunden werden können. Auch STINGELIN (1958) findet keine klare Beziehung von Zellgliederung zu Rangordnung. Einzig die Zellnesterbildung kann als evolutives Merkmal der intrageweblichen Differenzierung angesprochen werden. Bei evoluierten Verwandtschaftsgruppen kommt sie in guter Ausprägung vor.

Allgemein lässt sich zu der Picidenhemisphäre sagen, dass die Hirnbezirke beim Specht kleinzelliger sind als beim Wendehals. Im Hippocampusgebiet der Schnittserien BuE und BuF fand ich einen Zelltyp, den ich an anderen Buntspechthirnen nicht entdecken konnte.

In der Serie BuF war die Anordnung der Hippocampus-Zonen anders als bei den Serien BuE und BuD. Auch die Ausprägung der Corticoid-Lager scheint nicht einheitlich zu sein.

Die Grossgliederung der striatalen und corticalen Gebiete hingegen weist bei den untersuchten Hirnen keine auffälligen Abweichungen auf. Doch ist der Ventrikel bei BuF im Gegensatz zu den Schnittserien BuE und BuD nur ein schmaler Spalt.

BuE und BuD stammen von iuvenilen Tieren. BuF stammt von einem Buntspecht, der im Dezember gefangen wurde. Dieses Tier war also mindestens ½ Jahr alt. Ob das Alter für die verschiedene Ausprägung des Ventrikels entscheidend ist, weiss ich nicht. Auch kann ich keine Gründe für die unterschiedliche Gliederung des Hippocampus angeben; dazu ist mein Spechtmaterial zu begrenzt. Es ist möglich, dass zyklische Vorgänge auf die Zellformen im Hippocampus Einfluss haben. Doch wäre auch denkbar, dass die Zellformen von einer Erlebnissituation (z. B. „Stress“) beeinflusst werden. Schliesslich müsste auch überprüft werden, ob nicht die Fixierung auf die zonale Ausprägung des Hippocampus Einfluss haben könnte. Doch habe ich versucht, alle Gehirne unter gleichen Bedingungen zu untersuchen.

Von quantitativen Veränderungen des Hirns berichten neuere Publikationen. So soll das Hirngewicht der Kohlmeise (*Parus major* L.) im Jahreszyklus um 20% vaiieren können (PORTMANN, Vorlesg.).

Dass in Gefangenschaft gepflegte Wildtiere im Verhältnis zu ihren Artgenossen erheblich weniger Hirnmasse aufbauen, ist schon längere Zeit bekannt (RÖHRS Vorlesg., 1959). Beim Fuchsgehirn kann der Verlust 22—30% des Gesamtgewichts ausmachen.

5.2. Besondere Histologische Differenzierungen

5.2.1. Das Problem der Hippocampus-Region

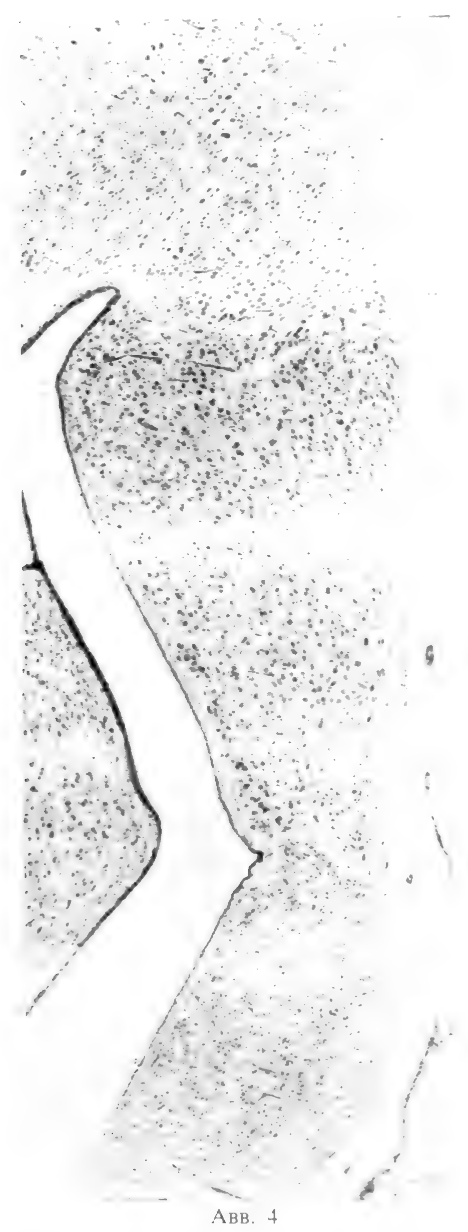


Abb. 4
Hippocampus-Region von *Dendrocopos major* (BuD 157)

a. *Die Ausdehnung der Hippocampus-Region*

Da die Hippocampus-Region bei den Spechten besonders gut ausgebildet ist, die Gliederung dieses Gebiets überdies bei den Vogelgruppen variiert (Craigie), müssen wir diese Zone genauer betrachten. Zur Hippocampus-Region zähle ich ausser dem eigentlichen Hippocampus den neopallialen Anteil der Hippocampus-Region, den Parahippocampus und das Primordium Johnstoni.

Betrachten wir zunächst Querschnitte, um die Ausdehnung der Hippocampusformation kennenzulernen. In rostralen Bezirken ist der Hippocampus noch ein relativ schmales Band medial vom Hyperstriatum und Ventrikel. Ventral vom Hippocampus wird der Ventrikel nur von einer schmalen—vom Tractus-septo-mesencephalicus durchzogenen—Lamelle begrenzt. Beim Wendehals sind auf der Höhe der Commissura anterior alle Gebiete der medialen Hemisphärenwand gut zu unterscheiden, Taf. V, Fig. 25 (WF 29). Beim Buntspecht finden wir die gleiche Ausprägung der medialen Hemisphärenwand erst ein Stück weiter caudal im Gebiet des Foramen Monroi (=*F. interventriculare)*, Taf. V, Fig. 26 (BuD 159). Bei Spechten weist der Ventrikel an der Grenze Hippocampus Primordium Johnstoni eine tiefe Fissur auf, Taf. VIII,

Fig. 44. Beim Wendehals ist die homologe Furche wenig ausgeprägt, Fig. 43. Das Hippocampusgewebe ist gegen das Primordium Johnstoni (Fascia dentata-DURWARD) klar durch eine zellfreie Zone getrennt. Das Primordium Johnstoni besteht aus kleinen pyramidenförmigen Zellen.

Caudal vom Foramen Monroi verschwindet das Primordium Johnstoni allmählich. Die ventrale Fortsetzung des Hippocampus bildet dann beim Wendehals nur noch eine schmale Faserlamelle, die von kleinen runden Zellen durchsetzt ist, Taf. VI, Fig. 31 (WF 50). Beim Buntspecht bleibt eine Strecke weit ein Rest vom Primordium zwischen Hippocampus und Faserlamelle bestehen.



Abb. 5. Hippocampus-Region von *Jynx torquilla* (WF 35)

Vom Parahippocampus zum Hyperstriatum gibt es keine klare Grenzlinie. Doch heben sich die Zellen des Hyperstriatum accessorium—sie sind grösser als die vom Parahippocampus—gut ab. Der Nucleus der intercalated cells ist deutlich abgesetzt.

Auf den folgenden Schnitten breitet sich die Hippocampusformation nach lateral aus. Das Hyperstriatum weicht zurück. Der Anteil des Hippocampus am Hemisphärenquerschnitt nimmt zu (WF 55 und BuD 181; entspricht etwa Taf. V, Fig. 28 und Taf. VI, Fig. 33). Die Grenze zwischen Parahippocampus und Hippocampus läuft von der dorsalen Ventrikelkante aus schräg nach medio-dorsal. (Die Zonierung im Hippocampus erscheint caudal besser ausgeprägt als frontal).

Beim Buntspecht ist der Hippocampusanteil in den caudalsten Schnitten deutlich geringer als beim Wendehals. Auf Sagittal-Schnitten nahe der Medianen ist die Hippocampus-Region am eindrucksvollsten zu sehen, Taf. I, Fig. 1 u. 3 (WH 69, BuD 120). Die Gliederung in Parahippocampus, Hippocampus und Primordium Johnstoni ist gut erkennbar. Zwischen Primordium und Hippocampus finden wir den zellfreien Streifen.

Gegen lateral nimmt das Primordium Johnstoni rasch an Ausdehnung ab. Bald schliesst sich an den Hippocampus nur noch eine schmale Faserlamelle an, Taf. II, Fig. 5 u. 6 (BuE 103/WH 61). Hippocampus und Parahippocampus reichen noch ein gutes Stück weit nach lateral Taf. II, Fig. 8 u. 9 (BuE 79/WH 49).

Noch weiter lateral wird die Grenze zwischen diesen beiden Gebieten unscharf und schliesslich ist nur noch Hippocampusgewebe zu finden.

b. *Die zonale Gliederung der Hippocampus-Region*

In Abschnitt a habe ich die Hippocampus-Region als Ganzes behandelt. Jetzt will ich die zonale Zellanordnung in der medialen Hemisphärenwand beschreiben.

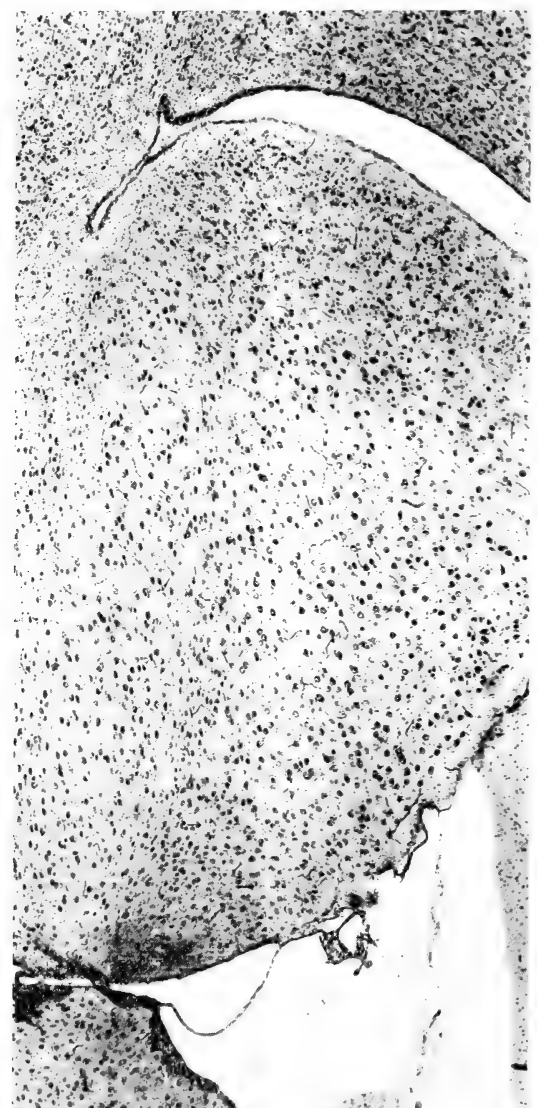


Abb. 6 Hippocampus-Region von *Dendrocopos major* (BuE 236)

Im frontalen Bereich konnte ich in der medialen Hemisphärenwand keine eindeutige Gliederung ausmachen. Auf der Höhe der Commissura anterior sind

alle Zonen des Hippocampus gut zu erkennen, Taf. V, Fig. 24 und 25, sowie Taf. V, Fig. 43 und 44). Das eigentliche Hippocampusgebiet besteht aus grossen stark tigroidhaltigen Zellen. Dazwischen sind hier und da einige kleine runde Zellen eingestreut. Sie sind vom ähnlichen Typ wie jene des periventrikulären Graus.

Hippocampus-Gliederung beim Wendehals (Taf. VIII, Fig. 43/WF 35)

Im Hippocampus des Wendehalses konnte ich sechs vertikale Zonen unterscheiden. Ich will die Zonen von lateral nach medial verfolgen:

1. ein schmaler Saum periventrikulären Graus.
2. ein nahezu kernloser Fasersaum.
3. Zone *a*: ein deutlich abgesetzter Zellstreifen mit Neigung zu Zellnesterbildung. Ventral an der Grenze zum Primordium Johnstoni biegt die Zone *a* nach medial um und bildet die Grenze zum Primordium Johnstoni.
4. Zone *b*: Zentrum der Hippocampusregion. Diese Zone ist sehr breit. In ihr liegen die Zellen locker verstreut.
5. Zone *c*: die Zone *c* hebt sich von „b" wesentlich schwächer ab als „a", doch ist medial eine Zellverdichtung zu erkennen. Beim Wendehals ist die Zone *c* stärker abgesetzt als beim Buntspecht. Die Zone *c* bildet dorsal an der Grenze zum Parahippocampus einen Zellhaufen (NF). Die Zellgruppe wurde von CRAIGIE (1935) beim Emu als „crowded cells" beschrieben.
6. Medial wird jedeHemisphärenhälfte von einem Fasersaum begrenzt.

Parahippocampus beim Wendehals

Ich erwähnte schon, dass die Grenze zum Parahippocampus nicht gut ausgebildet ist. Doch verläuft etwa von dem Gipfel der Hippocampusvorwölbung in den Ventrikel — ein wenig ventral vom dorsalen Ventrikelhorn — eine nur wenig zellärmere Zone schräg nach medio-dorsal. Oberhalb dieser Grenze scheint der Parahippocampus zu beginnen. Auch die Gliederung des Parahippocampus beschreibe ich von lateral nach medial. Beim Wendehals konnte ich fünf Zonen unterscheiden. Unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante liegt der Nucleus der intercalated cells, der dorsal an das Hyperstriatum accessorium stösst. Darauf folgen gegen medial:

1. ein Streifen ungerichteter Zellen = A. Diese Zone nimmt caudal an Ausdehnung ab.
2. ein nahezu zellfreier Streifen.
3. Zone B: ein Streifen relativ gut von dorsal nach ventral gerichteter Zellen. Diese Formation biegt auf der Höhe der dorsalen Ventrikelkante nach lateral um und läuft auf den Ventrikel zu.

4. Auf „B“ folgt wiederum ein nahezu zellfreier Streifen.

5. Medial wird die Hemisphäre im Gebiet des Parahippocampus vom Fasersaum des Tractus septo-mesencephalicus begrenzt, dem lateral einige Zellen angelagert sind.

Hippocampus-Gliederung beim Buntspecht (Taf. VIII, Fig. 44/BuD 157)

Beim Buntspecht treffen wir grundsätzlich gleiche Verhältnisse wie beim Wendehals. Von lateral nach medial finden wir:

1. das periventrikuläre Grau.
2. einen sehr schmalen Saum mit Zellen wie im Ventrikelgrau.
3. die Zone *a* mit Zellnesterbildung. Auch beim Buntspecht scheint diese Zone ventral an der Grenze zum Primordium Johnstoni gegen medial umzubiegen.
4. die breite Zone *b* mit grossen gut gefärbten Zellen und einigen zwischengelagerten kleinen runden Zellen.
5. die schmale Zone *c* ist von „b“ nicht scharf abgesetzt. Zone *c* bildet dorsal an der Grenze zum Parahippocampus auch beim Buntspecht einen grossen Zellhaufen. Die Zellen der Zone *c* sind etwas dunkler als die von „b“. Ausserdem erscheinen sie gerichtet.
6. der Fasersaum ist auf der ventralen Hippocampushälfte gut, auf der dorsalen schwach ausgebildet.

Parahippocampus-Gliederung beim Buntspecht

Zone B: Unmittelbar über dem Hippocampus liegt die Zone B, die medial von der medianen Hemisphärenwand und lateral von einer Linie begrenzt wird, die von der dorsalen Ventrikelkante zur medio-dorsalen Hemisphärenkante läuft. Die Zellen der Zone B erscheinen ausgerichtet. Medial liegt „B“ ein schmaler Fasersaum mit schwach gefärbten Kernen an.

Zone A: Zwischen der Zone B und dem Nucleus der intercalated cells ist die Zone A eingeschoben. Die Zellen dieser Zone sind kaum ausgerichtet.

Im Gegensatz zum Wendehals finden wir beim Buntspecht keine zellfreien Trennzonen. Die Parahippocampus-Zonierung ist caudal übrigens besser ausgeprägt als auf den vorhergehenden Schnitten, Taf. V, Fig. 28 (BuD 191).

Auf den Sagittalschnitten erkennt man dieselbe Hippocampus-Gliederung der Zellstreifen wie auf den Querschnitten: dem Ventrikel entlang ein relativ dichter dunkel gefärbter Zellsaum mit Neigung zur Zellnesterbildung. Zone *a*. Unter die grossen dunklen Zellen sind kleine runde Zellen gemischt. Darauf folgt der locker aufgebaute Teil *b* des zentralen Hippocampus. Caudal schliesst sich dann das dichtere Zell-Lager *c* an.

Die Gliederung des Hippocampus in drei Zellstreifen wird schon von Craigie (1935) für den Emu beschrieben.

Craigie und Durward gliedern übereinstimmend Parahippocampus und Hippocampus von dorsal nach ventral in verschiedene Zonen.

Ich habe an der dorsalen und ventralen Grenze des Hippocampus zwar waagerecht verlaufende Zellstreifen gesehen, doch glaube ich, dass diese Streifen ventral zu „a" und dorsal zu „B" gehören, Taf. VIII, Fig. 43 und 44.

Corticoide oder corticale Differenzierung sah ich in der Hippocampusregion vom Buntspecht und Wendehals nicht. Doch fand ich beim Wendehals eine stärkere Neigung, die Zellen in Lagern anzuordnen als beim Specht. Das zeigt sich in der Zone *a* (Hippocampus) und in der Zone B (Parahippocampus).

Als ich die Querschnittreihe vom Buntspecht BuF prüfte, wurde ich überrascht. Statt der schmalen dichtzelligen Zellsäume am Ventrikel (Zone *a*), an der medianen Wand (Zone *c*) und der breiten Zone *b* mit grossen locker gelagerten Zellen, wie wir es bei den Schnittserien BuD (Taf. VIII, Fig. 44) und BuE gesehen hatten, waren die Proportionen der einzelnen Zonen völlig anders verteilt (Taf. VIII, Fig. 45). Die Zone *a* ist in BuF mächtig ausgebildet. Sie besteht aus einem Gemisch kleiner und grosser Zellen. In Zone *a* herrscht wie bei den anderen Objekten Neigung zur Zellnesterbildung. Auf „a" folgt median die Zone *b*. Doch ist sie hier in BuF im Gegensatz zu BuD sehr schmal und könnte leicht übersehen werden. Der medianen Wand anliegend findet man die Zone *c*. Im dorsalen Bereich von „c" ist ein lockerer Nucleus ausgebildet (NF). Auf Schnitten, die ein wenig weiter caudal liegen, gewinnt die Zone *a* erheblich an Breite. Zone *b* ist gleich unbedeutend wie in BuF 205 und „c" hat etwa gleiche Ausbildung wie vorher. Auf Taf. VIII, Fig. 45, BuE 236 sowie Abb. 6 nimmt die Zone *a* einen erheblichen Teil der Hippocampusbreite ein, doch hat jetzt auch „b" stark an Ausdehnung gewonnen. Zone *c* ist gleich breit wie vorher; sie besteht jetzt aus den dunklen Pyramidenzellen, die ich auch in BuE verfolgen konnte.

Die Grenze zum Para-Hippocampus ist klar erkennbar. Noch weiter caudal wird Zone *a* schmaler. Die Pyramiden der *c*-Zone sind nur noch ganz ventral zu finden, wo auch noch ein kleiner Zipfel vom Primordium Johnstoni zu sehen ist.

Das Gehirn BuF stammt wie erwähnt von einem im Dezember gefangenen Vogel. Sein Alter ist nicht bekannt, beträgt aber mindestens ½ Jahr. Die Spechte BuD (etwa 1 Monat alt) und BuE (etwa 3 Monate alt) sind jedenfalls jünger. Da ich jedoch keine anderen Hirne zum Vergleich habe, kann ich nicht sagen, ob die Abweichungen dem Alter zuzuschreiben oder ob sie jahreszeitlich bedingt sind

c. *Pyramiden-Zellen* (Taf. VIII, Fig. 46)

Am zellulären Aufbau des Hippocampus beim Buntspecht BuE sagittal und bei BuF quer fielen mir kleine stark gefärbte Pyramiden-Zellen auf. In der Quer-schnitt-Serie BuD konnte ich diesen Zellentyp nicht finden, beim Wendehals nur

auf wenigen Schnitten in einem ganz kleinen Bezirk an der caudalen Wand des Hippocampus.

Sehr nahe der medianen Hemisphärenwand sind diese Zellen noch nicht zu sehen. Auf BuE 111 sind die ersten auszumachen. In Schnitten auf dem Objektträger BuE 99, entspricht etwa Taf. III Fig. 12, fallen sie deutlich auf. Die Pyramidenzellen liegen einmal in der Grenzzone Parahippocampus-Hippocampus und zweitens an der caudalen Hippocampuswand.

Weiter lateral nimmt dieser Zelltyp besonders an der caudalen Hippocampuswand stark zu. Auf Taf. II, Fig. 9 (BuE 79) und Taf. VIII, Fig. 45 ist schliesslich der ganze Hippocampus bis auf das dem Ventrikel anliegende Zell-Lager mit diesen Zellen durchsetzt und auf BuE 74 wird der grösste Teil des Hippocampus fast ausschliesslich von diesen Zellen gebildet.

Gegen lateral werden die Pyramidenzellen von runden Zellen abgelöst. Am caudalen Hippocampusrand jedoch erscheinen sehr schmale, dunkelgefärbte lange Zellen (BuE 39) (ventral beginnt sich auf diesem Niveau der periamygdalare Cortex abzuzeichnen).

Auf BuE 25 nehmen die langen dunklen Zellen nur noch einen Saum der caudalen Hemisphärenwand ein. Es scheint, als gehörten diese Zellen zum selben Zelltyp wie die Corticoid-Schicht, die das Grosshirn umgibt. Jedenfalls setzen sich die Zellen unmittelbar in den Corticoid-Mantel der Hemisphäre fort.

d. *Diskussion des Hippocampus-Problems*

Das Überraschendste bei der Betrachtung der Specht- und Wendehalshemisphären ist zweifellos die mächtig entwickelte Hippocampusformation. Edinger (1903) hob in seinen Arbeiten hervor, dass allein die striatalen Gebiete für die Skulpturierung der Grosshirnoberfläche verantwortlich seien. Auch Stingelin (1958) konnte auf Grund seiner Ergebnisse diese Ansicht vertreten. Bei Piciden hingegen—vor allem bei den Jynginen—sind die archipallialen Bereiche wesentlich an der Formgebung beteiligt. Der Begriff striatal wird bei den angeführten Autoren nicht genetisch verstanden, sondern betrifft die Struktur der Hirnbereiche. Es zählen also sowohl das Hyperstriatum dorsale als auch das Hyperstriatum accessorium, die ja beide genetisch dem Neopallium beim Säuger homolog sind (Kappers, Haefelfinger), zu den striatalen Gebieten. Ich möchte aber auch darauf hinweisen, dass die archipallialen Anteile und der neopalliale Parahippocampus bei den Piciden zum grössten Teil ebenfalls striatal ausgebildet sind. Um Irrtümern vorzubeugen, will ich, wenn die caudomediale Hemisphärenwand gemeint ist, von Hippocampusformation (im weiteren Sinne) sprechen.

Betrachten wir die Arbeiten Craigies (1928—1940), so gewinnt man den Eindruck, gute Ausbildung des corticalen Gebietes sei ein Kennzeichen indexniedriger Formen. Hochevoluierte Formen dagegen zeigten schwach entwickelte

corticale Gebiete. CRAIGIE schreibt, es gäbe bei den Vögeln eine allgemeine Tendenz, die corticalen Regionen und den Cortex (cerebral cortex) zu reduzieren. Doch er weist auch darauf hin, dass keine feste Beziehung zwischen corticaler Differenzierung und Ranghöhe besteht.

Wie wir gesehen haben, muss die Spechthemisphäre als hoch evoluiert betrachtet werden. Bei meinen Untersuchungen über Ontogenese und Verhalten habe ich weitere Merkmale gefunden, die den Piciden und besonders den Spechten (Picinen) einen hohen Rang zuweisen (RUGE, in litt.). Trotzdem finden wir in dieser Familie die relativ grösste bis jetzt bekannte Hippocampusregion. Sie zeigen also ein bisher als ursprünglich angesehenes Merkmal.

Man könnte vermuten, die Spechte stellten eine Entwicklungsrichtung dar, mit der Neigung, die Hippocampusregion besonders stark zu entwickeln. Träfe das zu, müssten wir bei den indexhöchsten Formen die grösste Hippocampusformation erwarten. Gegen eine Sonderentwicklung des Hippocampus spricht aber, dass diese Region beim indexniedrigen Wendehals viel mächtiger entwickelt ist als beim Specht. Innerhalb der Piciden gilt also der Befund von CRAIGIE durchaus. Er gilt auch in Bezug auf die Corticoid-Lager. Allgemein hat der Wendehals stärkere Tendenz zur Ausbildung corticaler Strukturen als die Spechte. Das sah ich im eigentlichen Hippocampus, das stellte ich aber auch für das praepyriforme und das periamygdalare Corticoid-Lager fest (Siehe 5.2, p. 160). Die Hemisphären-Indices von Portmann erfassen das Grosshirn als Einheit. Die Massenverhältnisse der striatalen und corticalen Gebiete kommen in ihnen nicht zum Ausdruck. Innerhalb eines striatalen Gebietes kann sich die Massenzunahme zum Beispiel auf Zellvermehrung, Faser- oder Markscheidenvermehrung beziehen. Darum hat PORTMANN in seinen Arbeiten auch immer wieder gemahnt, man solle die Indices nicht überbewerten. Die Arbeiten von STINGELIN (1956, 1958) und FRITZ (1949) hatten ja das Ziel, den Indexwert aufzugliedern. Wenn uns auch die evolutive Wertigkeit der Hippocampusregion nicht bekannt ist, so zeigen die Spechtartigen doch, dass man die Indices nicht unkritisch anwenden darf. Klammerte man—zum Beispiel—bei dem Hemisphärenindex vom Wendehals die Hippocampusregion aus, fiele der Index für diese Art noch niedriger aus.

Bei den mir bekannten Coracioformes ist der Hippocampus nirgendwo so stark ausgeprägt wie beim Wendehals. Einzig bei den Kolibris (*Trochilidae*) ist der Hippocampus gut ausgebildet. CRAIGIE (1928) schreibt, beim Kolibri sei die mediale Hemisphärenwand überraschend stark. Doch lässt der Hippocampus beim Kolibri keine Gliederung erkennen. Und eine klare Trennung in Hippocampus und Parahippocampus ist nicht möglich. Im Gegensatz zu den Spechten ist der Wulst beim Kolibri schwach entwickelt.

Starke Hippocampusausbildung ist bis heute bei den *Ratitae* (GADOW 1893) einerseits und unter den *Coraciomorphae* in der Gruppe der *Coracioformes*

(GADOW) nachgewiesen. Die Fig. 38-42, Taf. VII sollen einen Eindruck von der Hippocampusausbildung bei Coracioformen geben.

Hirnhistologische Ergebnisse sind für die systematische Ordnung der Vögel kaum angewendet worden. DENNLER (1919) glaubte, auf Grund der äusseren Hirnmorphologie Spechte und Wendehälse trennen zu müssen. Dem stehen meine Untersuchungen entgegen. Danach haben Spechte und Wendehälse den gleichen Hirntyp. (Und ebenso sind sie nach den Verhaltensmerkmalen verwandt). Doch könnte die von der allgemeinen Regel abweichende Ausbildung der Hippocampusformation bei den Piciden ein Hinweis sein, die Abstammung der Spechte noch einmal überprüfen zu müssen. Es wäre denkbar, dass die heutigen Spechte einen hochentwickelten späten Ast von im System der Vögel niedrig organisierten Vorfahren darstellen. Ehe man aber systematische Aussagen macht, sollten andere Vertreter aus der Gruppe der Spechtartigen untersucht werden. Jedenfalls sollte man bei systematischen Aussagen, die auf Befunden am Gehirn basieren, sehr vorsichtig sein.

5.2.2. ZUR FRAGE DES NUCLEUS INTERCALATUS

Den Nucleus intercalatus hyperstriati will ich als intercalated cells of the Lamina frontalis suprema (HUBER-CROSBY 1929) oder kurz als die „intercalated cells“ bezeichnen.

Nach KAPPERS-HUBER-CROSBY stellen die Zellen des nucleus intercalatus und der intercalated nucleus der Lamina superior die Schenkel derselben Zellmasse dar.

Bei Specht und Wendehals bilden die intercalated cells der Lamina suprema ein dichtes Band kleiner Zellen. Die Begrenzung gegen das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale ist nicht scharf. Zellen vom Typ der intercalated cells finden sich auch noch im angrenzenden Gewebe.

Die intercalated cells der Lamina superior liegen weniger dicht als die intercalated cells der Lamina suprema. Im Gegensatz zu den Zellen der Lamina suprema sind sie deutlich nach dem Verlauf der Lamina ausgerichtet.

Die intercalated cells der Lamina suprema sind überall gut zu erkennen. Die Lamina superior hingegen ist frontal und lateral häufig schwer auszumachen oder garnicht ausgebildet.

Die intercalated cells der beiden Laminae haben nicht die gleiche Form.
Buntspecht:

Lamina suprema hauptsächlich runde Zellen, und zwar kleine schwach gefärbte (aber grösser als in der L. superior) und grössere stärker gefärbte.

Lamina superior—der Typ der intercalated cells tritt zurück, dafür viele längliche und sehr kleine schwachgefärbte runde Zellen, sehr verschiedenartige Zellformen.

Wendehals:

Intercalated cells und Zellen der L. superior einheitlicher, besonders in der L. suprema.

Ob die beiden zwischengeschalteten Kerne zu einem Komplex gehören, kann ich nicht entscheiden. Der Unterschied der Zellen spricht eher dagegen. Andererseits sieht es am dorsalen Ventrikelhorn so aus, als böge die dorsale Zellmasse nach ventral um und setzte sich in der Lamina superior fort.

Der kleinzellige Zellkomplex dorsal vom dorsalen Ventrikelhorn jedoch, gehört sicher zu den intercalated cells der Lamina suprema—Abb. 7 und 8—(BuE115/WH61) sowie die Figs. 4, 5, 6, 7, Taf. II und Figs. 26, 27, Taf. V.

ABB. 7 und 8
Die Abb. 7 und 8 zeigen im Zentrum den Nucleus der intercalated cells (N.i.c.). Der Nucleus liegt unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante (dVK).

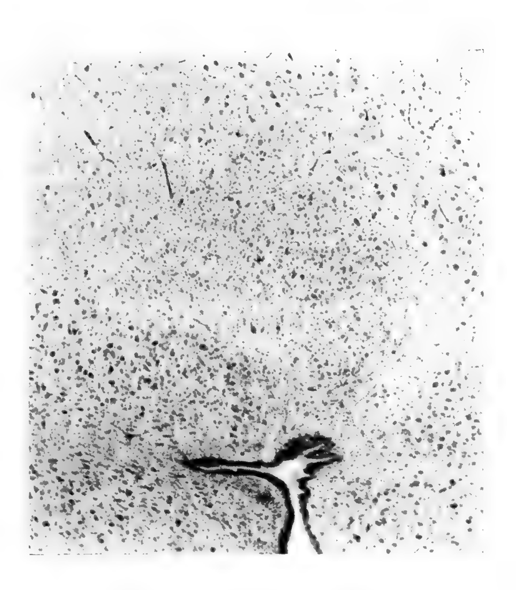


Abb. 7: *Dendrocopos major*

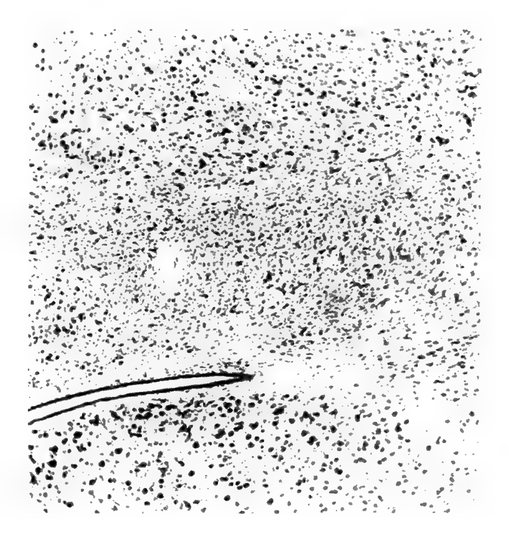


Abb. 8: *Jynx torquilla*

5.2.3. Corticale Regionen

Unter Cortex will ich ein klar abgegrenztes Zell-Lager verstehen. Als Cortcoid-Lager bezeichne ich die deutliche Bildung eines Zell-Lagers, bei dem die Grenzen zum umgebenden Gewebe fliessend sind.

Einen echten Cortex habe ich im Grosshirn der von mir untersuchten Vögel nicht feststellen können.

a. *Corticoid-Saum*

Auf Sagittal-Schnitten nahe der medianen Hemisphärenwand reicht beim Buntspecht ein schmales Corticoid-Lager vom Bulbus bis auf die Höhe der dorsalen Ventrikelkante (BuE 135—115 entspricht Taf. I, Fig. 3). Auf Schnitten weiter lateral

durch die Hemisphäre (BuE 101, etwa Taf. II, Fig. 5) ist die ganze dorsale Oberfläche von Corticoid bedeckt, doch reichen die typischen Corticoid-Zellen nur vom Bulbus bis auf die Höhe der dorsalen Ventrikelkante. Noch weiter lateral (BuE 37), entsprechend Taf. III, Fig. 13, wird die typische Corticoid-Schicht etwas mächtiger. Auch reicht sie jetzt in klassischer Ausprägung bis an den Hippocampus. Die lateralsten Schnitte sind auf ihrem ganzen Umfang von Corticoid umgeben.

Beim Wendehals bedeckt der Corticoid-Saum das Grosshirn vom Bulbus bis zur medio-caudalen Hemisphärenecke.

b. *Praepyriformes Corticoid-Lager* (=Praepyriformer Cortex anderer Autoren)

Beim Wendehals Taf. II, Fig. 4 (WH 65) ist die Region des praepyriformen Corticoid-Lagers gut sichtbar. Gerade über dem Bulbus hebt sich ein Lager dunkler Zellen gegen das Neostriatum ab.

Bei Spechten konnte ich keine Andeutung eines praepyriformen Corticoids finden.

c. *Periamygdalares Corticoid-Lager* (=Periamygdalarer Cortex anderer Autoren)

Das periamygdalare Corticoid-Lager ist bei Specht und Wendehals gut zu erkennen. Beim Buntspecht Abb. 9 (BuE 53—sagittal) sah ich ein deutlich gegen

Abb. 9 und 10

Periamygdalares Corticoid-Lager

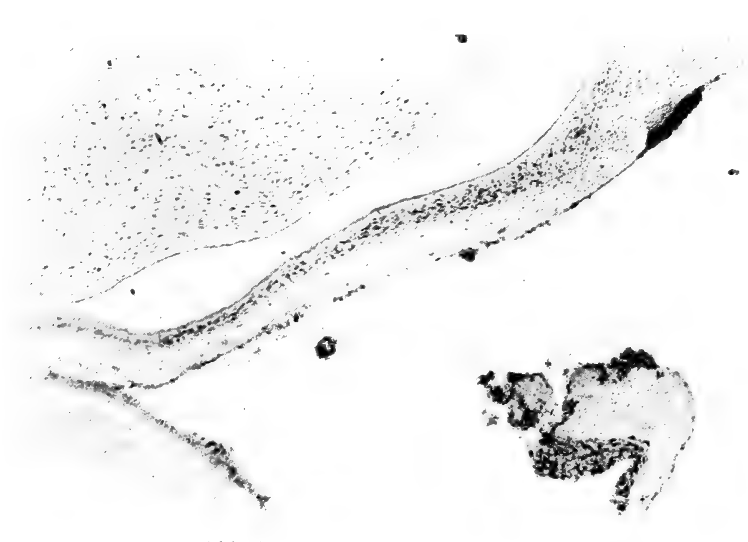


Abb. 9: *Dendrocopos major* (BuE 53)

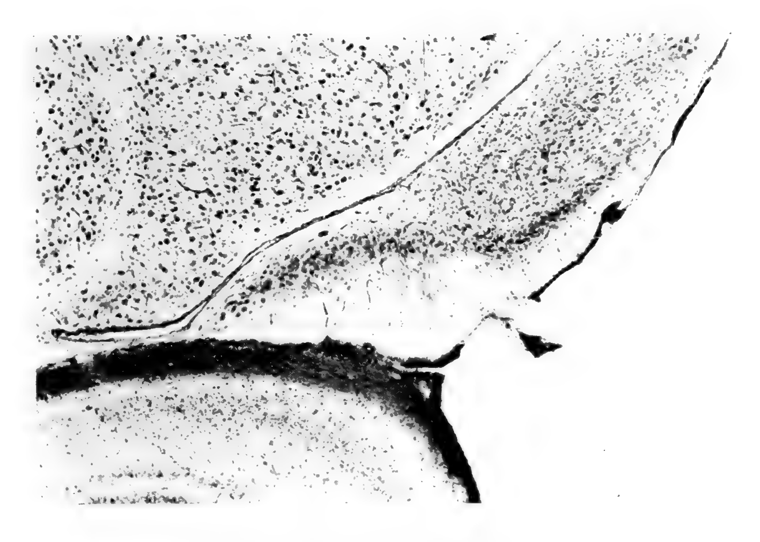


Abb. 10: *Jynx torquilla* (WH 17)

den Ventrikel abgesetztes Zell-Lager aus kleinen Pyramiden-Zellen. Nach caudal schliesst sich eine nahezu zellfreie Zone an. Da beim Buntspecht die caudale Ventrikelwandung auf diesem Niveau sehr schmal ist, fällt das Corticoid-Lager nicht sehr als corticoide Bildung auf. Mächtiger als beim Buntspecht ist das periamygdalare Corticoid-Lager beim Wendehals ausgeprägt. Auf Abb. 10 (WH 17) ist dieses Zell-Lager sehr gut zu sehen. Auf den Sagittalschnitten erkannte ich das Corticoid-Lager besser als im Querschnitt. Wahrscheinlich kann die Ausbildung des periamygdalaren Corticoid-Lagers individuell variieren.

5.3 Formwertanalyse

Das Vorderhirn der Vögel ist in seinen Grundzügen weitgehend gleich gebaut. Vor allem die äussere Form wirkt sehr einheitlich. Küenzi (1918) noch schrieb, „das Gehirn der Strausse ist von dem der höchststehenden Vögel, der Papageien und Singvögel, unvergleichlich weniger verschieden als etwa das eines Nagetiers von dem Menschen". Wenn wir das hören, erscheint es uns trotz Edingers (1903) gegenteiliger Meinung einleuchtend, warum—nachdem die Topographie des Vogelgehirns einmal beschrieben war—den Zoologen die systematische histologische und cytoarchitektonische Untersuchung aller Vogelarten nicht sehr reizte.

Eine Gliederung der Hirnbildungstypen nach systematischen Gesichtspunkten wurde zuerst von Bumm vorgenommen.

Küenzi stellt die Vogelfamilien nach Furchungstypen zusammen. Er hat die äussere Morphologie der Hirne untersucht. Doch ergibt das keine Gruppierung,

die der Systematik gerecht wird oder der evolutiven Vorstellung entspricht. Während beim Säuger Furchenbildung als ausgesprochen evolutives Merkmal anzusehen ist (Vergrösserung des Neocortex), entwickelt sich die Vogelhemisphäre grundsätzlich anders. Das Vogelhirn ist striatal ausgebildet, selbst im Hyperstriatum accessorium, das dem Säugerneopallium homolog ist. Und in den corticalen Bereichen (Parahippocampus, Hippocampus) tritt nur in Ausnahmefällen ein laminierter Cortex auf.

Das wenig gefurchte Vogelgrosshirn ist in seiner äusseren Gestalt viel weniger variabel als das Säugerhirn.

Stingelin (1958) hat als erster die Gesamthemisphäre der Vögel in Bezug auf evolutive Merkmale untersucht.

Stingelin untersuchte die Cytologie, die Anordnung der striatalen Felder und die äussere Gestaltung der Vogelhemisphäre. Er konnte nachweisen, dass innerhalb des Systems von niedrig organisierten (indexniedrigen) Gruppen zu hochevoluierten (indexhohen) Gruppen bestimmte Merkmale stärker ausgebildet werden. (Massenwertsteigerung, Verlagerung der striatalen Felder und Intensivierung der histologischen Differenzierung sind die Evolutionsweisen in der Vogelhemisphäre.)

Stingelin postuliert einen Grundtypus der Vogelhemisphäre. Diesen Grundtypus erhält er durch Reduktion der vogeltypischen Merkmale bei einem primären Vogel. Aber dieser Grundtypus ergibt sich auch, wenn man die Reptilienhemisphäre in Richtung Vogeltypus weiterentwickelt. Der Grundtypus ist durch gestreckte Form, kleinen Wulst und grossen Bulbus ausgezeichnet (Abb. 11).

Archaische Merkmale der Vogelhemisphäre sollten beim Grundtyp stärker ausgeprägt sein als bei recenten Vögeln. Dennoch zeigen unsere Spechthirne, besonders aber die Wendehalshirne, eine viel stärker ausgebildete Hippocampusregion als der Grundtyp. Trotzdem können wir diese Hippocampusausbildung nicht als fortschrittliches Merkmal bezeichnen, zumal innerhalb der Piciden der indexniedrigen Form die stärkere Hippocampusausbildung zukommt.

Andere Vogelgruppen zeigen, dass allgemein gute Ausbildung der corticalen Gebiete ein archaisches Merkmal ist (Craigie 1940). Emu und Kiwi beweisen das. Beide gehören archaischen Gruppen an. Pycraft (1900) und andere Autoren (Mathews und Iredale, 1921, Mathews, 1927) bezeichnen *Dromaeus* (Emu) und *Casuaris* (Kasuar) als die primitivsten lebenden Vögel („the most primitive living birds".) Auch beim Kolibri findet sich ein „überraschend" gut ausgeprägter Hippocampus (Craigie). Craigie hat auf die Ähnlichkeit der Hippocampus-Region der Kolibris mit derjenigen bei Reptilien aufmerksam gemacht. Ebenso zeigen die Segler, die den Kolibris systematisch nahestehen, starke Ausbildung des Hippocampusgebiets (Taf. VII, Fig. 41).

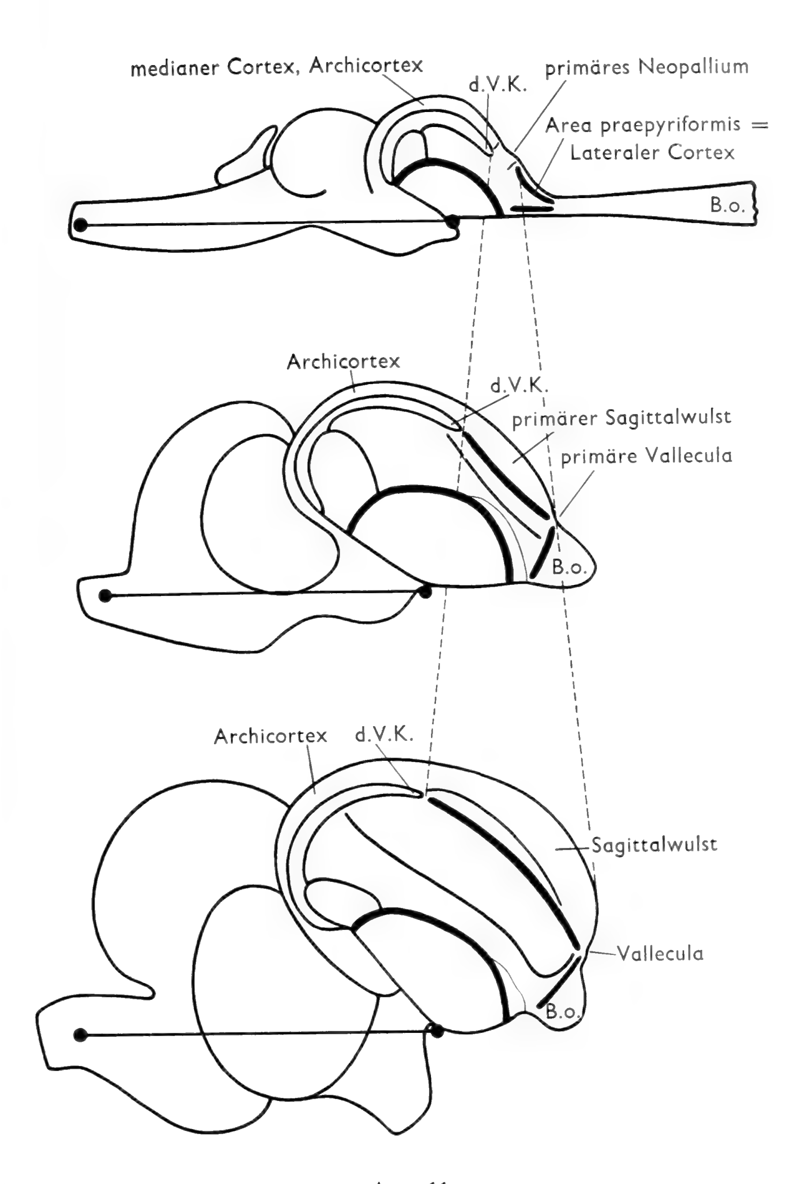


ABB. 11

Aus STINGELIN: Vergleichend morphologische Untersuchungen . . . . Basel 1958
Die Abbildung soll die Evolution des Reptils zum Vogel anschaulich machen. Sie zeigt schematisierte Sagittalschnitte von Varan, Grundtyp (Stingelin) und Taube. Der gestrichelte Keil deutet die Massenzunahme des primären Neopalliums bzw. des primären Sagittalwulstes an. Das primäre Neopallium wird beim Vogel zum Wulstgebiet: Hyperstriatum accessorium, Hyperstriatum dorsale. (Man nimmt an, das Hyperstriatum ventrale sei durch Differenzierung des Reptilien-Neostriatums entstanden).

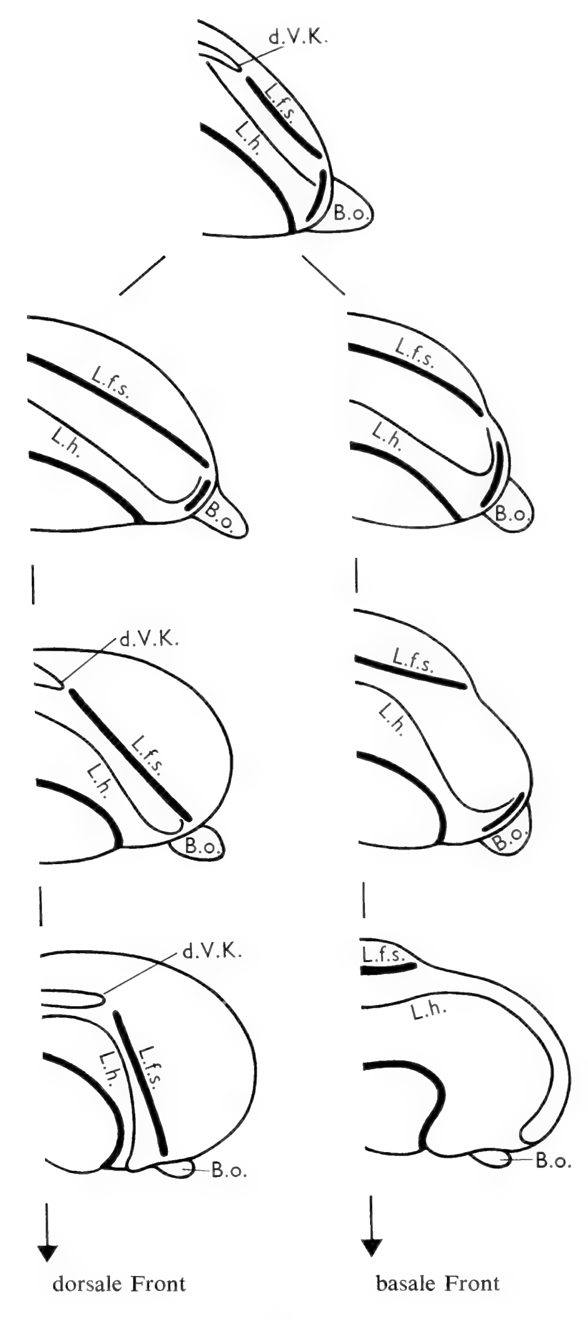


ABB. 12

Aus STINGELIN: Vergleichend morphologische Untersuchun-gen . . . . Basel 1958.
Die Abbildung zeigt an Hirnen verschieden hoch evoluierter Vogelarten die Umformung vom Grundtypus zu den beiden hochevoluierten Frontbildungsweisen. Es handelt sich um Sagittalschnitte aus dem mediansten Teil der Hemisphäre. Die Schnitte sollen die topographischen Beziehungen der Hemisphärenfront zeigen: dorsale Frontbildung, basale Frontbildung.

Ist aber starke Hippocampusausbildung ein Kennzeichen archaischer, im Hirnbau den Reptilien genäherter Formen, dann müssten wir den Grundtyp von Stingelin variieren. Es wäre denkbar, dass die (fossilen) Urvögel doch eine stärker ausgebildete Hippocampusformation zeigten, als es im Grundtyp von Stingelin dargestellt ist.

Bei fast allen Ordnungen, von denen Stingelin mehrere—im Hemisphärenindex unterschiedliche—Arten untersuchte, liessen sich diese Arten in einer Folge ordnen.

Diese Reihe führte von grundtypusähnlichen zu grundtypusfernen Gliederungstypen.

Alle evoluierten Arten zeigen die Neigung, ihre Masse in die Front zu verlagern. Dabei unterscheidet Stingelin zwei Wege, Abb. 12.

A—*Dorsale Frontbildung*

Bei der dorsalen Frontbildung wird die Front vom Wulst gebildet. Das rostrale Wulstende und der Bulbus olfactorius bleiben in Kontakt.

B—*Basale Frontbildung*

Basale Frontbildung liegt dann vor, wenn die Front vom Neostriatum und Hyperstriatum ventrale gebildet wird. Der Wulst wird dabei nach caudal verlagert.

Bumm (1883) beschrieb schon, dass Schwimm- und Klettervögel sich durch basale Frontbildung auszeichneten. Auch Schaposchnikow (1953) versuchte einen Zusammenhang von Sinnesorganisation und Hemisphärenproportion zu finden. Er war der Meinung, dass Nahrungserwerb mit Hilfe des Tastsinnes mit einer Vergrösserung des Frontalpols am Grosshirn verbunden sei.

Die Längsschnitte durch die Hemisphären von *Jynx*, *Dendrocopos* und *Picus* zeigen, wie Neostriatum und Hyperstriatum ventrale sich in die Front drängen. Piciden haben also deutlich basale Frontbildung. Unter den Coraciomorphae (Gadow, 1893) zeichnen sich die *Piciformes* (Piciden) und *Psittaciformes* durch basale Frontbildung aus. Alle anderen Vertreter dieser Gruppe haben dorsale Frontbildung.

Ich will jetzt die primären und evolutiven Merkmale der Hemisphären von Specht und Wendehals herausarbeiten.

Ein archaisches Merkmal, das Specht und Wendehals gemeinsam aufweisen, ist der grosse Bulbus olfactorius in rostraler Lage. Weiter gelten der gut ausgebildete Nucleus basalis und die flache Fissura ventralis als ursprünglich. Beim Wendehals ist der Nucleus basalis verhältnismässig grösser und die Fissura ventralis flacher als beim Specht. Als primitives Merkmal der indexniedrigen Wendehals-Hemisphäre können wir die geringe Grösse und Skulpturierung betrachten. Die Spechthemisphäre dagegen ist stark aufgewölbt. Verglichen mit der Buntspecht-Hemisphäre wirkt das Wendehals-Grosshirn geradezu flach. Auf Sagittalschnitten erscheint das Spechthirn stärker nach vorn ausgebaut.

Den ursprünglichen Eigenschaften stehen evolutive Merkmale gegenüber.

Bei Specht und Wendehals ist das Palaeostriatum und das Archistriatum verhältnismässig klein. Der Sagittalwulst ist gut differenziert. Die Lamina hyperstriatica zeigt vor allem beim Specht einen stark gekrümmten Verlauf. Die Area praepyriformis ist reduziert.

Der Wulst reicht beim Specht und Wendehals weit nach caudal und lateral. Wie zu erwarten, ist er beim Specht mächtiger als beim Wendehals.

Die Darstellung von STINGELIN zeigt die Verlagerung und Vergrösserung des Wulstes bei der basalen Frontbildung. Beim Grundtyp liegt der Wulst weit vorn und hat mit dem Bulbus Kontakt. In der Evolutionsreihe wird der Wulst allmählich vergrössert und nach caudal verlagert. Vergleiche ich meine Schnitte mit den Abbildungen von STINGELIN, dürfte der Wulst bei den Spechten eher noch etwas weiter lateral reichen als beim Wellensittich.

Specht und Wendehals haben denselben Hirntyp. Grundsätzlich zeigen sie gleiche Ausprägung des Grosshirns. Aber der Specht ist formintensiver. Er zeigt die evoluiertere Ausbildung der Strukturen, während das Wendehalshirn ursprünglichere Züge trägt. Primäre Merkmale sind beim Wendehals stärker als beim Specht, fortschrittliche Änderungen sind beim Wendehals schwächer ausgebildet. Der hohe Index des Buntspechts—12,35 (nach PORTMANN), Wendehals nur 4,62—hat formal eine Parallele. Sie drückt sich in starker Skulpturierung (und damit verbundener Wulstausbildung) aus. Der Wendehals ist besonders durch die mächtige Ausprägung der archaischen caudalen und medialen Hemisphärenregion ausgezeichnet.

6. DAS PICIDEN-GEHIRN AM SCHLÜPFTAG

Die Untersuchungen von HAEFELFINGER (1958) zeigten, dass die striatalen Gebiete schon während der Embryonalzeit ausdifferenziert werden. Der Zeitpunkt der Kerndifferenzierung liegt bei allen von ihm untersuchten Arten zwischen dem 12. und 14. Bruttag. Auch Arten mit sehr langer Brutzeit gliedern ihre Kerngebiete während dieser Periode aus.

Noch andere wichtige Reifungsvorgänge fallen in diese Phase (PORTMANN, 1959).

1. Die Ausbildung der Markscheiden setzt ein.

2. Die Konturfedern sind in endgültiger Lage angelegt.

3. Die Verdauungsorgane haben ihre definitive Schlingenbildung und Gewebedifferenzierung erreicht.

4. Die Funktion des Wolffschen Körpers wird von der endgültigen Niere übernommen.

Portmann schliesst daraus, dass nach 11—12 Bruttagen der früheste Zeitpunkt sei, an dem ein Vogelkeim ausserhalb des Eies leben könne. Da meine Spechte schon nach 8½—9 Bruttagen (Ruge, 1964) und die Wendehälse nach 10 Tagen 12 Stunden schlüpften, drängt es sich auf, den Reifegrad des frischgeschlüpften Spechts und Wendehalses zu untersuchen.

Buntspecht—frischgeschlüpft GB II

Die Figs. 47, 49, 51, Taf. IX zeigen Querschnitte von rostral nach caudal durch das Gehirn eines frischgeschlüpften Buntspechts. Das Vorderhirn ist noch nicht in alle striatalen Gebiete aufgeteilt. Einzig die Lamina medullaris ist auf der Höhe der Commissura anterior, Fig. 49, schon erkennbar. Sie trennt die Primordien vom Neo-Hyperstriatum von den Primordien des Palaeostriatums und Archistriatums. Der Sulcus superstriaticus ist vor allem in caudalen Bereichen noch stark vertieft. Vom Sulcus superstriaticus führt nach lateral eine dichtzellige Zone. Es ist die Verwachsungszone des dorsalen Ventrikelhorns. Die Zone gibt den späteren Verlauf der Lamina superior an. Doch ist auf diesem Stadium von dieser Lamina noch nichts zu erkennen. Die mediale Hemisphärenwand wird durch die Fissura limitans hippocampi in den dorsalen Bereich, späteres Hippocampusgebiet, und in den ventralen Bereich, späteres Primordium Johnstoni, gegliedert.

Der Ventrikel ist am Schlüpftag noch weit. Besonders caudal nimmt das Ventrikellumen zu; die Fissuren sind gegen den Occipitalpol vertieft.

Den Ventrikel begrenzt eine gut ausgebildete Matrix; darauf folgt eine Zone ausschwärmender Zellen. Allgemein ist die Zell-Lagerung dicht.

Die Commissuren sind ausgebildet, aber noch nicht myelinisiert.

Wendehals—frischgeschlüpft W I

Entsprechend der längeren Brutzeit dürfen wir beim Wendehals ein reiferes Hirn erwarten als beim Specht. So reicht beim frisch geschlüpften Wendehals die Lamina medullaris weiter nach vorn (Taf. IX, Fig. 48). Auf der Höhe der Commissura anterior (Fig. 50/WI, 11) hat die Lamina medullaris einen stark gekurvten Verlauf. Ein wenig weiter caudal sind Archistriatum und Palaeostriatum gut abgesetzt, Fig. 52. Deutlich sind im Palaeostriatum neben den kleineren Zellen grössere weniger stark gefärbte Zellen auszumachen. Noch weiter caudal konnte ich keine Kerndifferenzierung feststellen.

Der Ventrikel ist deutlich schmaler als beim frischgeschlüpften Buntspecht. Auch sind am Ventrikel keine tiefen Fissuren zu erkennen. Die Ausbildung der Matrix dürfte beim Specht und Wendehals etwa gleich sein.

Zum Vergleich gebe ich eine Zeichnung, Taf. IX, Fig. 53 vom Gehirn eines Feldsperlings (*Passer montanus* L.) am Schlüpftag (Brutzeit nach Steffen 1962 in

GLUTZ die Brutvögel der Schweiz p. 573/11—13 Tage). Der Querschnitt liegt unmittelbar vor der Commissura anterior. Er entspricht den Figuren 49 und 50 von *Dendrocopos* und *Jynx*.

Beim Sperling sind die striatalen Felder: Wulst, Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Palaeo-Archistriatum gut gegeneinander abgesetzt. Wir erkennen deutlich: Wulst, Hyperstriatum ventrale, Neostriatum und Palaeostriatum. Das Archistriatum ist erst weiter caudal gut ausgebildet.

Das Gehirn des neugeborenen Wendehalses erscheint reifer als das Hirn des frischgeschlüpften Grossen Buntspechts. Doch werden bei beiden Arten die striatalen Gebiete nicht während der Embryonalzeit ausgegliedert. Das zeigt uns, das Vögel schon mit einem Gehirn geboren werden können, dessen Kerngebiete noch nicht ausdifferenziert sind. Dieser Befund mag aber auch die unglaublich kurze Brutzeit (bisher kürzeste belegte Brutzeit: 11—12 Tage für *Zosterops*/ NICE, 1954) beim Specht wahrscheinlicher machen.

Bei den Mammaliern finden wir Parallelen dazu bei den extrem unreif geborenen Marsupialiern. Das Opossum (*Didelphis virginiana*) wird nach einer Tragzeit von 12¾ Tagen geboren (Tragzeit der Ratte etwa 20 Tage). Auch das Gehirn des neugeborenen Opossums ist ausserordentlich wenig differenziert (RIESE, 1945).

Es muss überprüft werden, ob auch bei Vögeln mit extrem verkürzter Brutzeit die Ausbildung der striatalen Felder zwischen dem 11. und 14. Entwicklungstag erfolgt.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Probleme der Rangordnung wurden in der Zoologischen Anstalt Basel während der letzten Jahre eingehend bearbeitet. Es wurden intracerebrale Indices aufgestellt, um die Hirnausbildung quantitativ zu erfassen. Diese Arbeiten ergaben auffällige Unterschiede der Indices beim Grosshirn innerhalb der Spechtfamilie (*Picidae*) (Hirnsphärenindex für den Wendehals, *Jynx torquilla* L. 4,6, für den Grossen Buntspecht, *Dendrocopos major* L. 12,4, für den Schwarzspecht, *Dryocopus martius* L. 19,4).

In der vorliegenden Studie wird versucht, mit den Methoden der Histologie qualitative Unterschiede im Bau des Vorderhirn herauszuarbeiten. Wendehals und Grosser Buntspecht (kurz Buntspecht genannt) wurden am gründlichsten untersucht.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Verhaltensweisen von *Jynginen* und *Picinen*, eine Abhandlung über deren Ontogenese, sowie eine Arbeit über Ethologie und Brutbiologie vom Wendehals werden gesondert veröffentlicht.

Äussere Form :

Beim Vergleich der äusseren Form des Vorderhirns fällt allgemein die stärkere Skulpturierung beim Specht auf, sowohl in dorsaler als auch in ventraler Ansicht. So ist die Fissura ventralis bei Spechten stark vertieft. Dorsal fällt der mächtige Wulst auf.

Das Wendehals-Vorderhirn dagegen wirkt flach, gestreckt, so wie es von niedrig cerebralisierten Vogelformen bekannt ist. Der Wulst beim Wendehals ist schmal. Der grosse Bulbus olfactorius in rostraler Lage ist ein ursprüngliches Merkmal, das Spechten und Wendehälsen gemeinsam ist.

Histologische Ergebnisse :

Die histologischen Befunde zeigen, dass Specht und Wendehals grundsätzlich denselben Hirntyp bilden. Auf Längsschnitten ist zu sehen, wie Neostriatum und Hyperstriatum ventrale sich in die Front drängen. *Piciden* haben also eine „basale Frontbildung" (STINGELIN). Das ist unter den *Coraciomorphen* eine Ausnahme, die sonst nur noch den *Psittaciformes* zukommt.

Wenn auch zwischen dem Vorderhirn von Wendehals und Buntspecht keine grundsätzlichen Unterschiede bestehen, so zeigen die Spechte doch jeweils die höher evoluierten Merkmale. Spechte sind formintensiver. Ein gut ausgebildeter Nucleus basalis gilt als primitives Merkmal. Wie zu erwarten, ist der Nucleus basalis beim Wendehals besser entwickelt als bei Spechten. Specht und Wendehals hingegen haben beide ein kleines Palaeostriatum und Neostriatum. Die Lamina hyperstriatica zeigt vor allem beim Specht einen stark gekrümmten Verlauf.

Einen echten Cortex haben weder die untersuchten Spechte noch die Wendehälse. Unter Cortex wird ein klar abgegrenztes Zell-Lager verstanden. Ein Zell-Lager, das zum umgebenden Gewebe nicht scharf abgesetzt ist, bezeichne ich als Corticoid-Lager. Die Specht- und Wendehals-Hemisphären sind zum grössten Teil von einem Corticoid-Saum umgeben. Dieser Saum ist beim Wendehals besser ausgeprägt. Ein praepyriformes Corticoid-Lager fehlt beim Specht, beim Wendehals ist es gut sichtbar. Das periamygdalare Corticoid-Lager war bei beiden auszumachen, beim Wendehals jedoch ist es besser ausgebildet als beim Buntspecht.

Die intercalated cells der Lamina suprema bilden beim Specht und Wendehals ein dichtes Band kleiner Zellen. Die Begrenzung zum Hyperstriatum accessorium und zum Hyperstriatum dorsale ist nicht scharf.

Die intercalated cells der Lamina superior liegen weniger dicht. Sie sind deutlich nach dem Verlauf der Lamina ausgerichtet. Die intercalated cells der beiden Laminae haben nicht die gleiche Form. Das spricht gegen die Ansicht von KAPPERS-HUBER-CROSBY—nach deren Meinung die Zellen zwei Schenkel derselben Zellmasse darstellen. Anderseits sieht es am dorsalen Ventikelhorn so aus, als böge die dorsale Zellmasse nach ventral um und setzte sich in der Lamina

superior fort. Den kleinzelligen Kernkomplex oberhalb der dorsalen Ventrikelkante (bei Spechten und Wendehälsen) habe ich *Nucleus der intercalated cells* genannt.

Mächtig entwickelt sind die caudalen Hemisphärenbereiche. Ich habe sie als die Hippocampusregion bezeichnet. Von dorsal nach ventral ist sie in Parahippocampus, Hippocampus und Primordium Johnstoni gegliedert.

Im Hippocampus bei Buntspecht und Wendehals sind sechs vertikale Zonen zu unterscheiden.

Im Parahippocampus sind beim Wendehals fünf Zonen auszumachen. Von lateral nach medial stellte ich fest:

1. Zone A—ungerichtete Kerne
2. kernloser Streifen
3. Zone B—dorso-ventral gerichtete Kerne
4. kernloser Streifen
5. Tractus septo-mesencephalicus, lateral einige Kerne.

Beim Buntspecht sind die kernlosen Trennzonen im Parahippocampus nicht zu finden.

Hoch evoluierte Formen haben die Tendenz, archipalliale (corticale) Regionen und den Cortex zu reduzieren. Zweifellos sind die Spechtartigen hochevoluiert. Trotzdem ist beim Specht und vor allem beim Wendehals die Hippocampus-Formation wesentlich an der Formgebung der Hemisphäre beteiligt.

Bei den mir bekannten *Coracioformes* ist der Hippocampus nirgendwo so stark ausgeprägt wie beim Wendehals. Einzig bei Kolibris (*Trochilidae*) ist die Hippocampus-Region mächtig.

Ausserordentlich kurz ist die Brutzeit beim Buntspecht (kürzeste Zeit 8½—9 Tage). Das Vorderhirn des frisch geschlüpften Buntspechts ist noch nicht in alle striatalen Gebiete ausgegliedert. Der Ventrikel ist noch weit. Komissuren sind ausgebildet, doch nicht myelenisiert.

Das untersuchte Wendehals-Vorderhirn war entsprechend der längeren Brutzeit beim Schlüpfen reifer als das Buntspecht-Hirn. Die striatalen Felder sind erkennbar; der Wulst allerdings ist noch nicht differenziert. Das Ventrikellumen ist deutlich enger als beim Buntspecht.

Dennler (1919) hatte geglaubt, man müsse den Wendehals auf Grund seines Hirnbaus systematisch von den Spechten trennen. Nach meinen Ergebnissen ist der Bildungstyp des Specht- und Wendehalsgehirns gleich. Doch das Spechthirn ist wesentlich formintensiver als das Gehirn vom Wendehals.

Summary

The order of rank in birds and mammals is a problem-complex which has been studied at the Zoological Institute in Basel for decades. One of the methods of expressing the level of evolution (elevation) is to mesure the relative size of the brain or of brain parts. These indices, expecially those of the forebrain, are significantly different in the order of Picidae. Indices of forebrain-hemispheres: Wryneck, *Jynx torquilla* L. 4,6; Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* L. 12,4; Black Woodpecker, *Dryocopus martius* L. 19,4.

The fact that the forebrain of the Black Woodpecker is 4 times heavier than that of the Wryneck, though the two bird types belong to the same order, is intriguing. The aim of this study then was to get an answer to the question whether the quantitative variability has a parallel in the qualitative or structural one.

External shape: The sculpturation of the Woodpecker forebrain is very intensive on the dorsal as well as the ventral side. The Fissura ventralis and the Vallecula are deep.

The hemispheres of the Wryneck, on the contrary, are flat and elongated as in other low cerebralised birds. The wulst is narrow. The big Bulbus olfactorius in rostral position indicates a primitive condition, common in Woodpeckers and Wrynecks.

Internal structure: On the other hand histology shows that no basic differences in the architecture can be stated; but differences in proportion of different areas clearly show up in parasagittal sections. In Woodpeckers the Neostriatum and Hyperstriatum ventrale reach far more in rostral direction than they do in the Wryneck (basale Frontbildung).

Basale Frontbildung is an exception in Coraciomorph only realised in one other order: the Psittaciform.

There is no basic difference in the structure between Wryneck and Woodpecker forebrains, but Woodpeckers always show signs of higher evolution. A Nucleus basalis which is well developed is evaluated as a primitive condition. In the Wryneck the Nucleus basalis is better developed than in the Woodpecker. Both Woodpecker and Wryneck have a small Palaeostriatum and Neostriatum. The Lamina hyperstriatica, especially in Woodpecker, shows a strong curved course. Neither Wrynecks nor Woodpeckers investigated have a true cortex; cortex is a strongly limited cell-layer. A cell-layer not strongly limited against the surrounding tissue should be called Corticoid-layer.

The surface of the forebrain hemisphere in Woodpeckers and Wrynecks are almost completely surrounded by a border of Corticoid. This border of Corticoid is well developed in Woodpeckers while in Wrynecks it is hardly visible. The area praepyriformes is missing in Woodpeckers while in the Wryneck it is clearly

differentiated. The periamygdalar Corticoid-layer, however, is differentiated in Woodpecker better than in the Wryneck.

The intercalated cells of the Lamina suprema in Woodpeckers and Wrynecks form a compact zone of small cells.

The limitation of this cell area to Hyperstriatum accessorium and Hyperstriatum is not distinct.

The intercalated cells of Lamina superior are less densely scattered. The cells have their long axis directed in the course of the Lamina. The intercalated cells of Lamina superior and Lamina suprema are of different shape. This does not agree with the opinion of KAPPERS-HUBER-CROSBY. These authors suggest that the cells belong to the same cell-type.

On the other side, at the dorsal ventricular-horn, it appears as if the dorsal cell-mass bends ventrally, continuing in the Lamina superior. The complex of small cells above the dorsal ventriceledge (in Woodpeckers and Wrynecks) I have named *Nucleus of the intercalated cells.*

The caudal parts of the forebrain-hemispheres are well developed (Hippocampus-Region). We can divide it after CRAIGIE from dorsal to ventral into Parahippocampus, Hippocampus and Primordium Johnstoni.

In the Hippocampus of Woodpeckers and Wrynecks six vertical zones can be distinguished; in the Parahippocampus of Wrynecks five zones are to be seen, from lateral to medial:

1. Zone A — undirected nuclei
2. a cell-free zone
3. Zone B — nuclei directed dorso-ventrally
4. cell-free zone
5. Tractus-septo-mesencephalicus

In the Woodpecker the cell-free zones of Parahippocampus can not be distinguished.

Birds of high evolution show a tendency to reduce the archipallial regions and the cortex. Doubtless Woodpeckers are highly evolved. Nevertheless in the Woodpecker and especially in the Wryneck the hippocampus-formation participates essentially in sculpturing the forebrain.

In Coracioforms—as far as is known—the Hippocampus in no case is as large as in the Wryneck. Only in Hummingbirds (*Trochilidae*) is the hippocampus-region especially well developed.

The incubation period in the great spotted Woodpecker is extraordinarily short (shortest time: Dendrocopos major 8½-9 days). In the forebrain of the newly-hatched Great Spotted Woodpecker not all striatal regions are differentiated. The lumen of the ventricle is still large. Commissures are developed but they are not myelinized. In correspondance to the longer incubation period, the forebrain

of the newborn Wryneck was further developed at hatching stage. The striatal regions at this stage are distinguishable. The wulst, however, is not yet differentiated. The lumen of the ventricle is smaller than in *Dendrocopos*.

DENNLER (1919) believed that the forebrain structure of the Wryneck indicated that this bird must be separated systematically from the Woodpeckers. According to my results, Wrynecks and Woodpeckers belong to the same braintype.

8. LITERATUR

ARIENS-KAPPERS. 1923. *The ontogenetic development of the corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man.* Proc. Acad. Soc. Amsterdam. 26: 135-158.

ARIENS-KAPPERS, HUBER, CROSBY. 1960. *The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man.* Vol. III. New York.

BRANDIS, F. 1896. *Das Kleinhirn der Vögel in seiner Beziehung zur Systematik.* J. f. Orn. 44: 274-304.

BUMM, A. 1883. *Das Grosshirn der Vögel.* Z. f. wiss. Zool. 38: 430-467.

BUSSMANN, J. 1946. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie und des Wachstums des Grossen Buntspechts (Dryobates maior* L.*).* Orn. Beob. 43: 467-480.

CRAIGIE, and E. HORNE. 1928. *Observations on the brain of the humming bird.* J. Comp. Neur. 45: 377-481.

— 1930. *Studies on the brain of the Kiwi (Apteryx australis).* J. Comp. Neur. 49: 223-357.

— 1932. *The cell structure of the cerebral hemisphere of the humming bird.* J. Comp. Neur. 56: 136-168.

— 1935. *The hippocampal and parahippocampal cortex of the emu (Dromiceus).* J. Comp. Neur. 61: 563-591.

— 1936. *Notes on cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of reptiles and birds.* Trans. Roy. Soc. Canada, V, Biol. Sci. III, 30: 87-113.

— 1947. *The cerebral cortex in Palaeognathine and Neognathine birds.* J. Comp. Neur. 73: 179-234.

DENNLER, G. 1919. *Die hirnanatomisch begründete Sonderstellung des Wendehalses.* Falco, 15: 7-10.

— 1921. *Zur Morphologie des Vorderhirns der Vögel. Der Sagittalwulst.* Folia Neuro-Biologica. 12: 343-362.

DURWARD, A. 1932. *Observations on the cell masses in the cerebral hemisphere of the New Zealand Kiwi (Apteryx australis).* J. Anat. 66: 437-477.

— 1934. *Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (Passer domesticus).* J. Anat. 68: 492-497.

EDINGER, L. und A. WALLENBERG. 1899. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben.* Anat. Anz. 15: 245-271.

— A. WALLENBERG und G. HOLMES. 1903. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.* Abh. Senckenberg, Naturf. Ges. 20: 343-426.

FRITZ, W. 1949. *Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns.* Rev. suisse Zool. 56: 461-491.

Fürbringer, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

Glutz v. Blotzheim, U. N. 1962. *Die Brutvögel der Schweiz,* Aarau.

Haefelfinger, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns der Vögel.* Helbing u. Lichtenhahn, Basel.

Heinroth, O. 1922. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegewicht und Brutdauer.* J. f. Orn. 70: 172-285.

Huber, G. C. und E. C. Crosby. 1929. *The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of the telencephalic and certain mesencephalic centers and connections.* J. Comp. Neur. 48: 1-125.

Källen, B. 1955. *Notes on the mode of formation of brain nuclei during ontogenesis.* C. R. Ass. Anat. XLII Reun.

— 1951. *On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain and some notes on the strio-amygdaloid complex.* Acta Anat. 17: 72-84.

Kalischer, O. 1905. *Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung.* Abh. kön. Preuss. Akad. Wiss. Abh. IV: 1-105.

Kipp, F. A. 1954. *Evolutionsfragen beim Wendehals (Jynx torquilla).* Vogelwarte. 17: 183-188.

Kocher, C. 1948. *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus m. melba* L.*).* Rev. suisse Zool. 26: 17-111.

Küenzi, W. 1918. *Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel.* Rev. suisse Zool. 26: 17-116.

Kuhlenbeck, H. 1938. *The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick.* J. Comp. Neur. 69: 273-301.

Lorenz, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* J. f. Orn. 83: 137-213, 289-413.

Mayr, E. und D. Amadon. 1951. *A classification of recent birds,* American Museum Novitates.

Nice, M. M. 1954. *Incubation periods throughout the ages.* Centaurus. 3: 311-359.

Peters, J. L. 1948. *A check-list of birds of the world.* Vol. VI. Cambridge.

Portmann, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutions-problem.* Acta biotheor. I: 59-90.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49: 169-185.

— 1946/1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux.* I. Alauda. 14: 1-20, II/III, Alauda. 15: 1-15, und 162-171.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Experentia, Suppl. III: 138-154.

— 1957. *Zur Gehirnentwicklung der Säuger und des Menschen in der Postembryonalzeit.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 13: 489-497.

— 1959, *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis. 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich Jg. 104, Festschr. Steiner.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* In: K. Fr. Bauer Med. Grundlagenforschung, Stuttgart.

Portmann, A. und E. Sutter. 1940. *Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 47: 195-202.

Rensch, B. 1958. *Die Abhängigkeit der Struktur und der Leistung tierischer Gehirne von ihrer Grösse.* Naturw. 45: 145-154.

RIESE, W. 1945. *Structure and function of the brain of the Opossum (Didelphis virginiana) at the time of birth.* J. of Mammalogy 26: 148-153.

ROSE, M. 1914. *Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel.* J. Psych. Neur. 21: 278-352.

RUGE, K. 1964. *Zur Frage der Brutdauer bei Buntspecht und Wendehals.* Orn. Beob. 61: 56-60.

SCHAPOSCHNIKOW, L. K. 1953. *Der Bau des Kopfhirns der Vögel im Zusammenhang mit Besonderheiten der Funktion der Nahrungssuche.* Nachr. Ak. Wiss. UdSSR. 91: 679-682.

SCHIFFERLI, A. 1948. *Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star.* Rev. suisse Zool. 55: 117-212.

SNELL, O. 1891. *Hirngewicht, Körpergewicht, geistige Fähigkeiten.* Arch. Psychiatr. 23.

STEFFEN, J. 1964. *Passer montanus in Glutz: Die Brutvögel der Schweiz*, Aarau: 573-575.

STEPHAN, H. 1960. *Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns.* Z. f. wiss. Zool. 164: 143-172.

STINGELIN, W. 1956. *Studien am Vorderhirn von Waldkauz (Strix aluco* L.*) und Turmfalk (Falco tinnunculus* L.*)*, Rev. suisse Zool. 63: 551-660.

— 1958. *Vergleichende morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage.* Helbing und Lichtenhahn, Basel.

SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla* L.). Schweiz. Arch. f. Ornith. 1: 481-508.

— 1943. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 75: 1-110.

WETMORE, A. 1951. *A revised classification for the birds of the world.* Smithsonian Miscellaneous Collections. 117: 1-22.

WICKLER, W. 1961. *Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel.* Z. f. Tierpsych. 18: 320-342.

ABKÜRZUNGEN

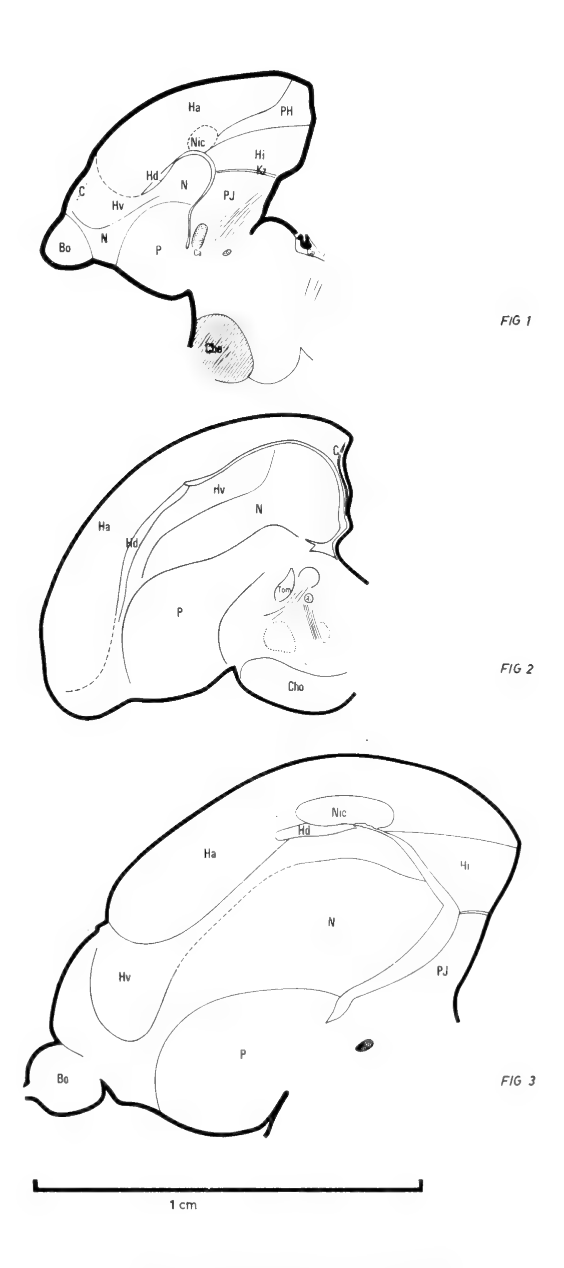
A	Archistriatum
Bo	Bulbus olfactorius
C	Corticoid-Lager
Ca	Comissura anterior
Cho	Chiasma opticum
dvK	dorsale Ventrikelkante
E	Ektostriatum
FM	Foramen Monroi
Gh	Ganglion habenulare
Ha	Hyperstriatum accessorium
Hd	Hyperstriatum dorsale
HF	Hippocampus-Formation
Hi	Hippocampus
Hv	Hyperstriatum ventrale
ic	intercalated cells der Lamina suprema
Kz	kernfreie Zone
Lh	Lamina hyperstriatica
Mh	Mittelhirn
Nic	Nucleus der intercalated cells
NF	Zellhaufen dorsal vom Hippocampus
Pg	periventrikuläres Grau
Ph	Primordium hippocampi
PJ	Primordium Johnstoni
Plch	Plexus chorioideus
Py	Pyramidenzellen
Ss	Sulcus superstriaticus
Tom	Tractus occipitalis-mesencephalicus
Tro	Tractus opticus
Trom	Tractus opticus marginalis
Tshy	Tractus strio-hypothalamicus
Tsm	Tractus septo-mesencephalicus
V	Ventrikel

Nur bei Embryonen: Zonen verschiedener Kerndichte

grösste Kerndichte (Matrix): gepunktet

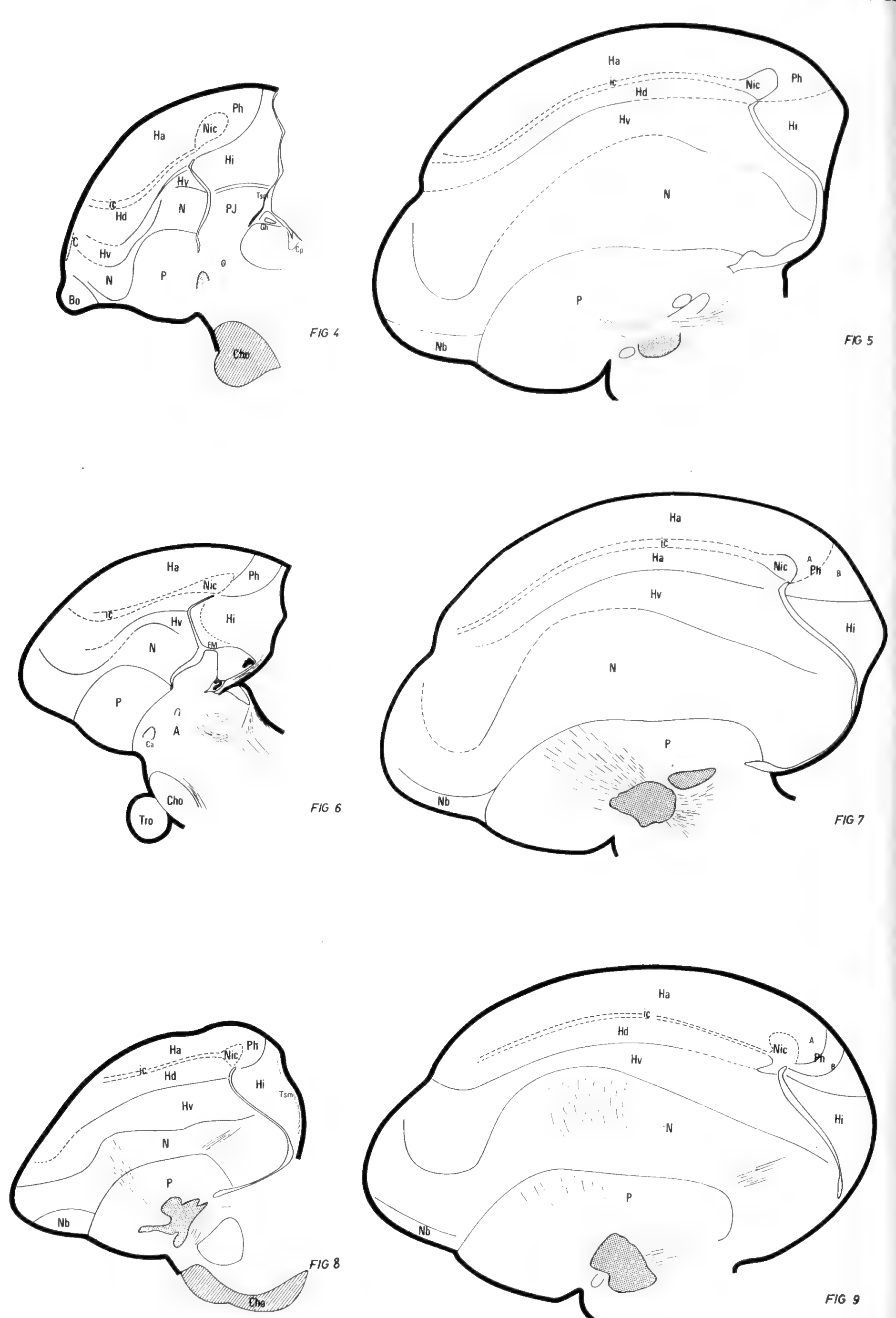
Zone mit relativ grosser Kerndichte: gestrichert

Bei den Tafeln habe ich nach Möglichkeit je ein Wendehalsschnittbild einem Buntspechtschnittbild entsprechender Schnitthöhe gegenübergestellt.

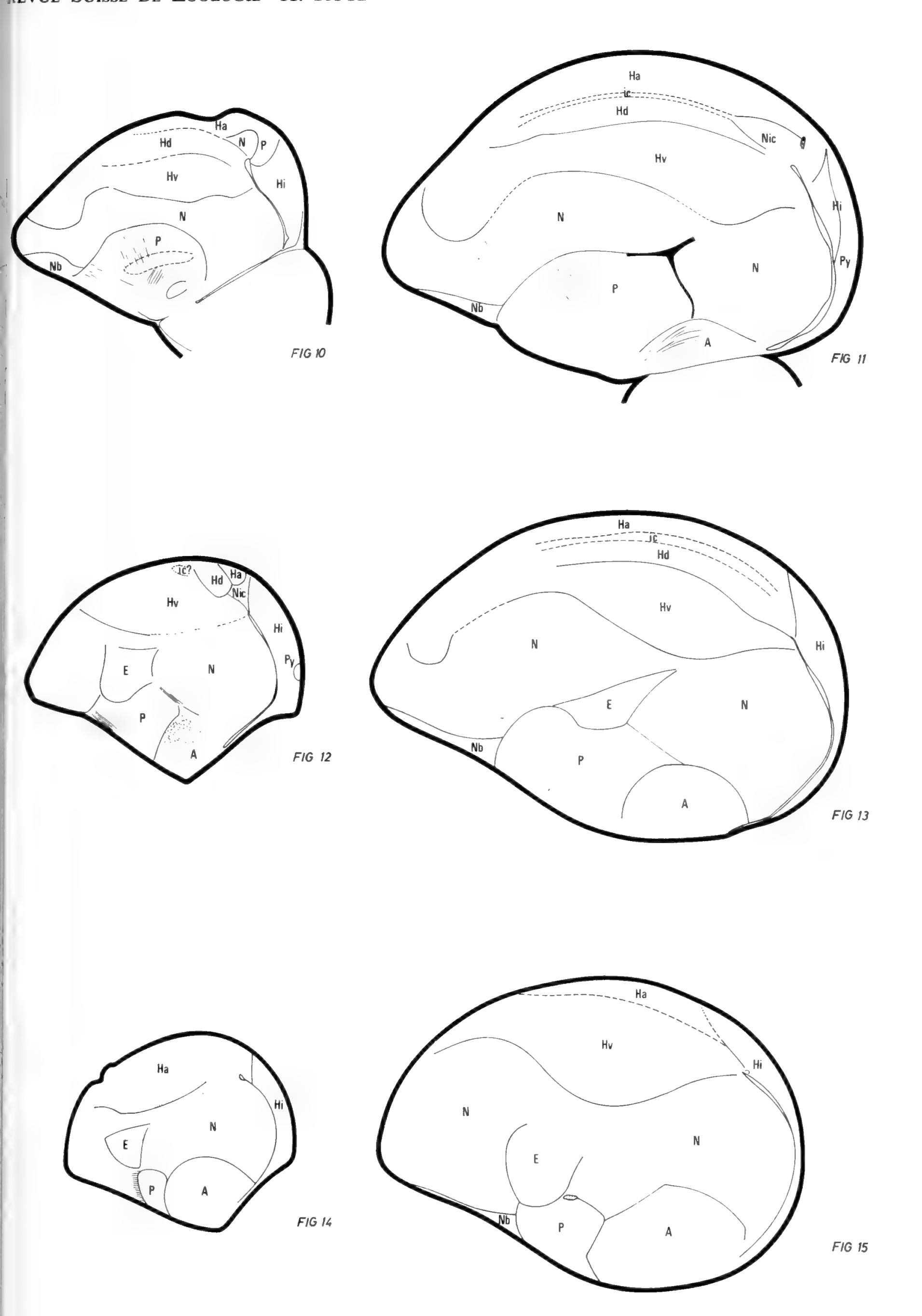


Längsschnitte nahe der Medianen
Fig. 1: *Jynx torquilla*
Fig. 2: *Passer domesticus*
Fig. 3: *Dendrocopos major*

TAFEL II



Längsschnitte von median nach lateral
Fig. 4, 6, 8: *Jynx torquilla*
Fig. 5, 7, 9: *Dendrocopos major*



Längsschnitte von median nach lateral
Fig. 10, 12, 14: *Jynx torquilla*
Fig. 11, 13, 15: *Dendrocopos major*

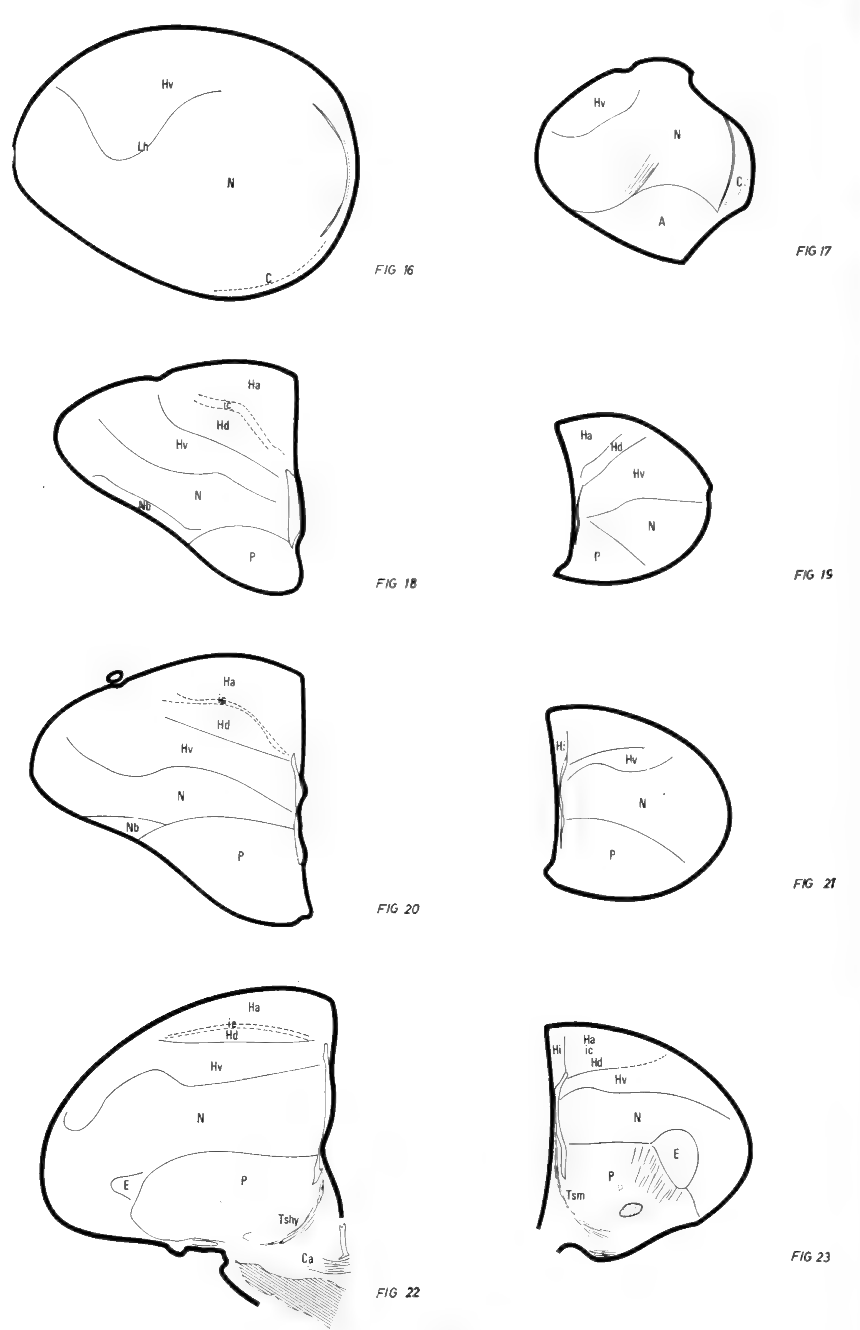


Fig. 16: Längsschnitt *Dendrocopos maior* } weit lateral
Fig. 17: Längsschnitt *Jynx torquilla* } weit lateral
Fig. 18—23: Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 18, 20, 22: *Dendrocopos major*
Fig. 19, 21, 23: *Jynx torquilla*

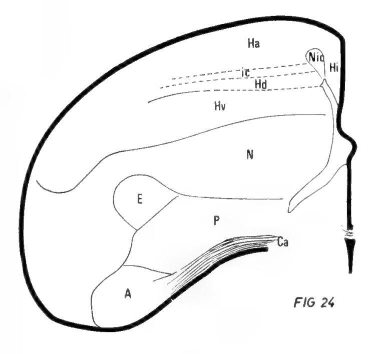


FIG 24

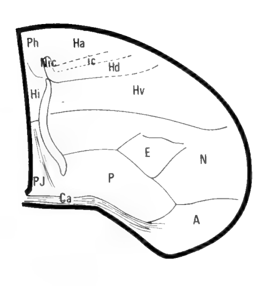


FIG 25

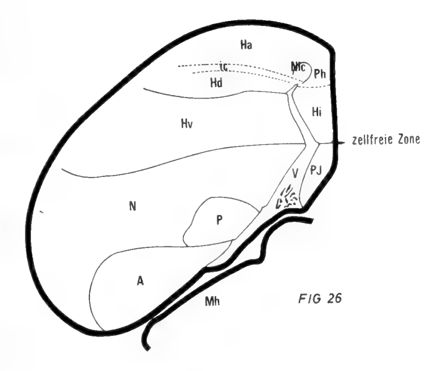


FIG 26

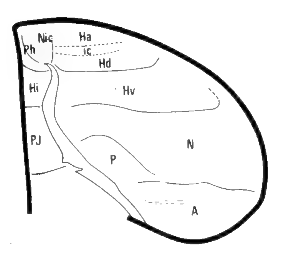


FIG 27

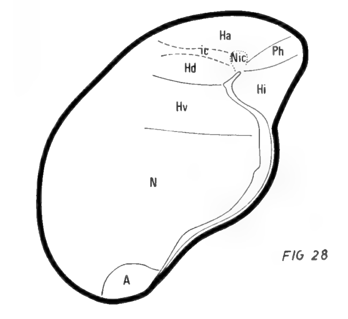


FIG 28

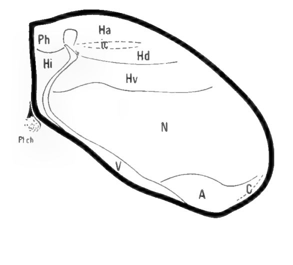


FIG 29

Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 24, 26, 28: *Dendrocopos major*
Fig. 25, 27, 29: *Jynx torquilla*

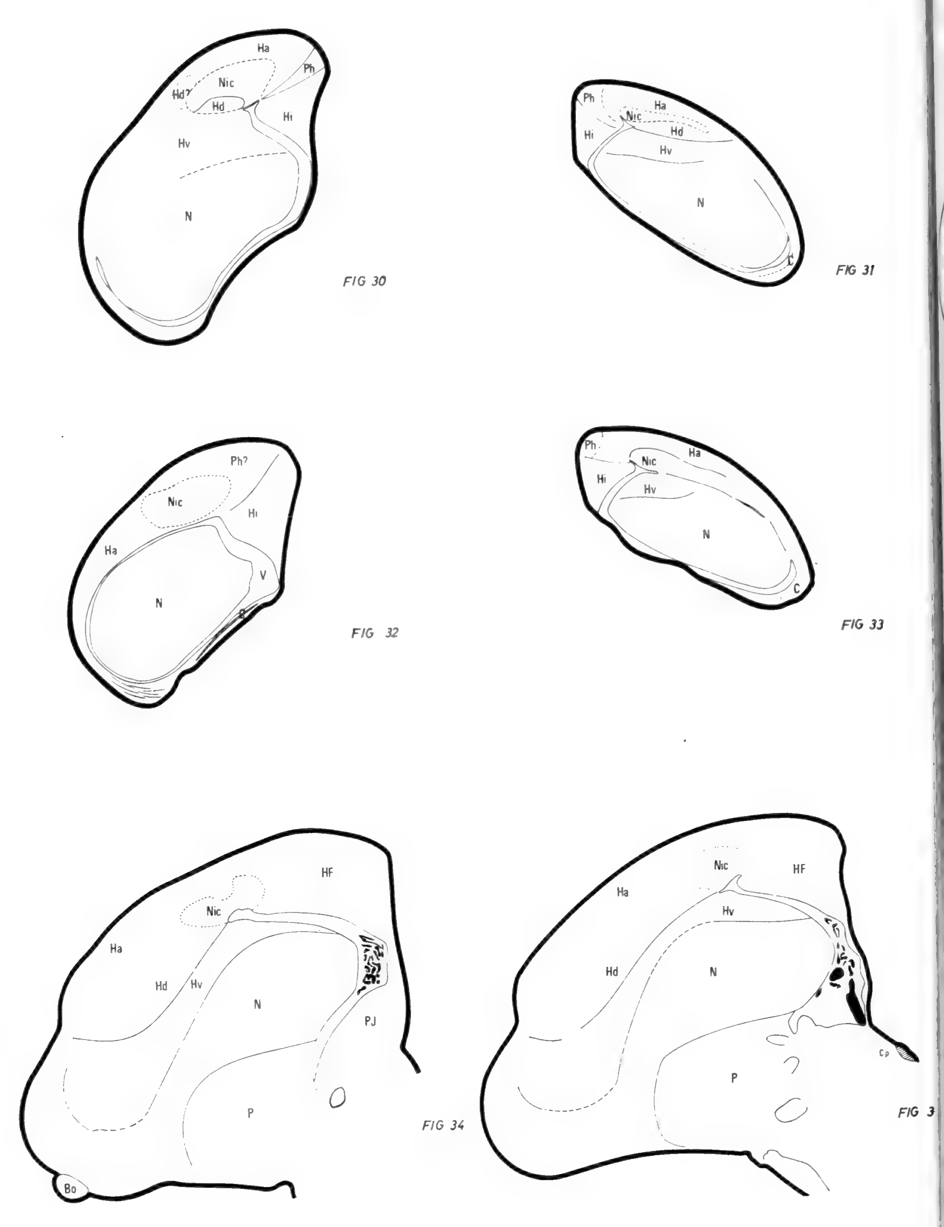


Fig. 30—33: Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 30, 32: *Dendrocopos major*
Fig. 31, 33: *Jynx torquilla*
Fig. 34, 35: Längsschnitte von *Picus canus* nahe der Medianen

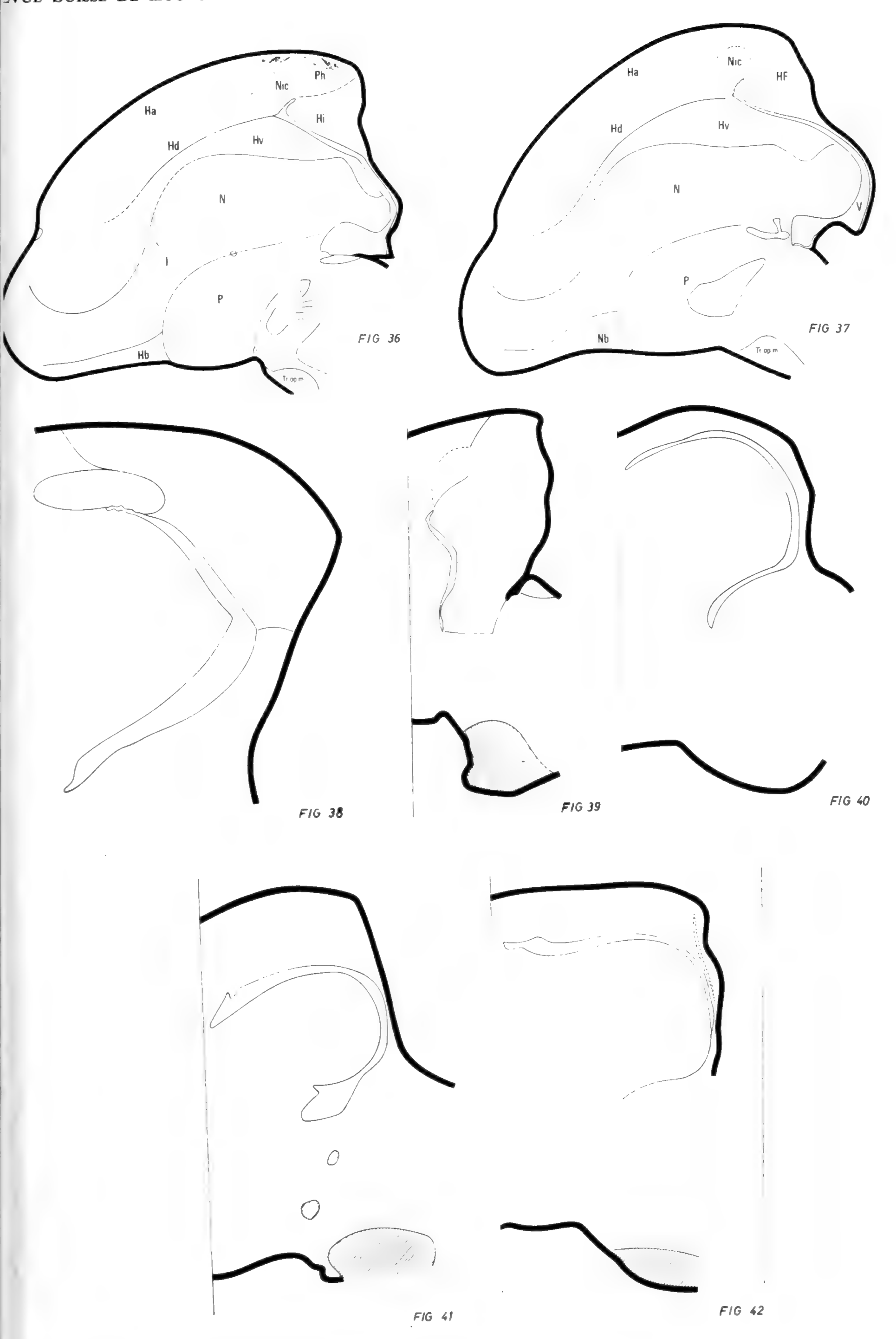


Fig. 36, 37: Längsschnitte von *Picus canus*
Fig. 38—42: Vergleich der caudalen Hemisphärenteile einiger Coracioformes
Fig. 38: *Dendrocopos major*
Fig. 39: *Jynx torquilla*
Fig. 40: *Merops apiaster* (Bienenfresser)
Fig. 41: *Apus apus* (Mauersegler)
Fig. 42: *Cuculus canorus* (Kuckuck)

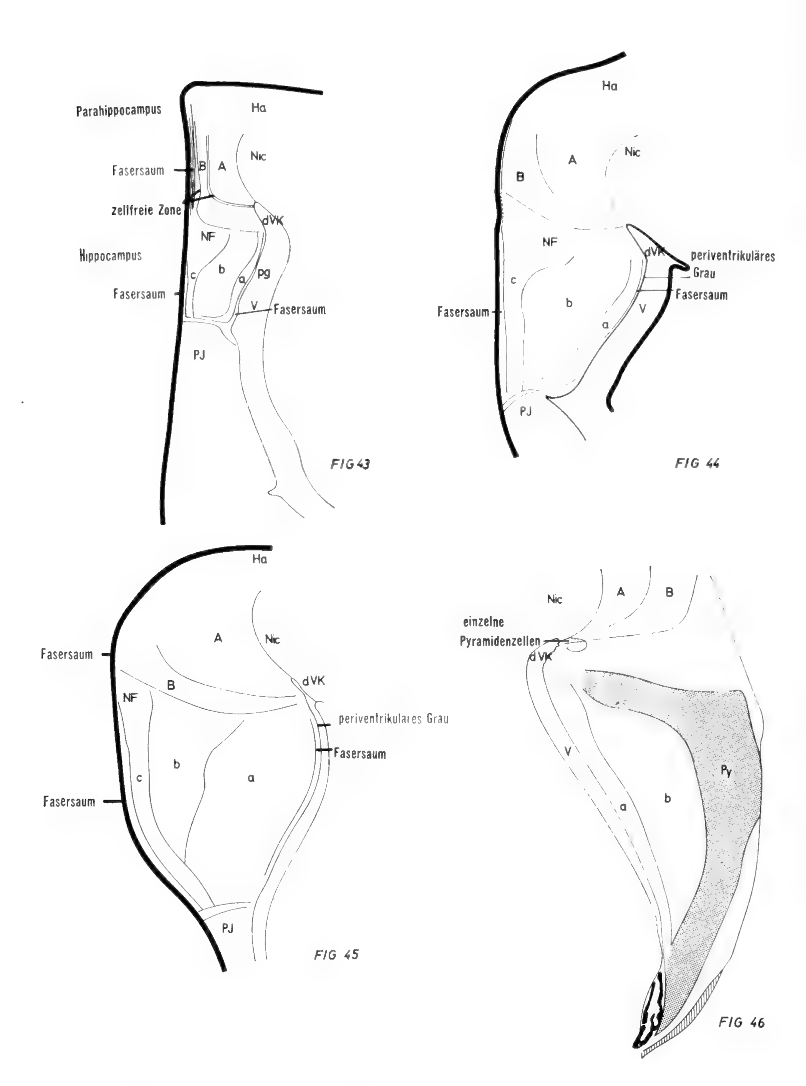


Fig. 43: Schematische Gliederung der Hippocampus-Formation [bei *Jynx torquilla*. Querschnitt auf der Höhe der Comissura anterior.

Fig. 44: Schematische Gliederung der Hippocampus-Formation beim *Dendrocopos major*. Querschnitt auf der Höhe der Comissura anterior.

Fig. 45: Schematische Gliederung der Hippocampus-Region bei *Dendrocopos major* (BuF) Querschnitt auf der Höhe der letzten Tectum opticum-Anschnitte (von rostral gerechnet).

Fig. 46: Schematische Darstellung der Pyramidenzellen-Ausdehnung im Hippocampus von *Dendrocopos major* (Fasersäume vernachlässigt)

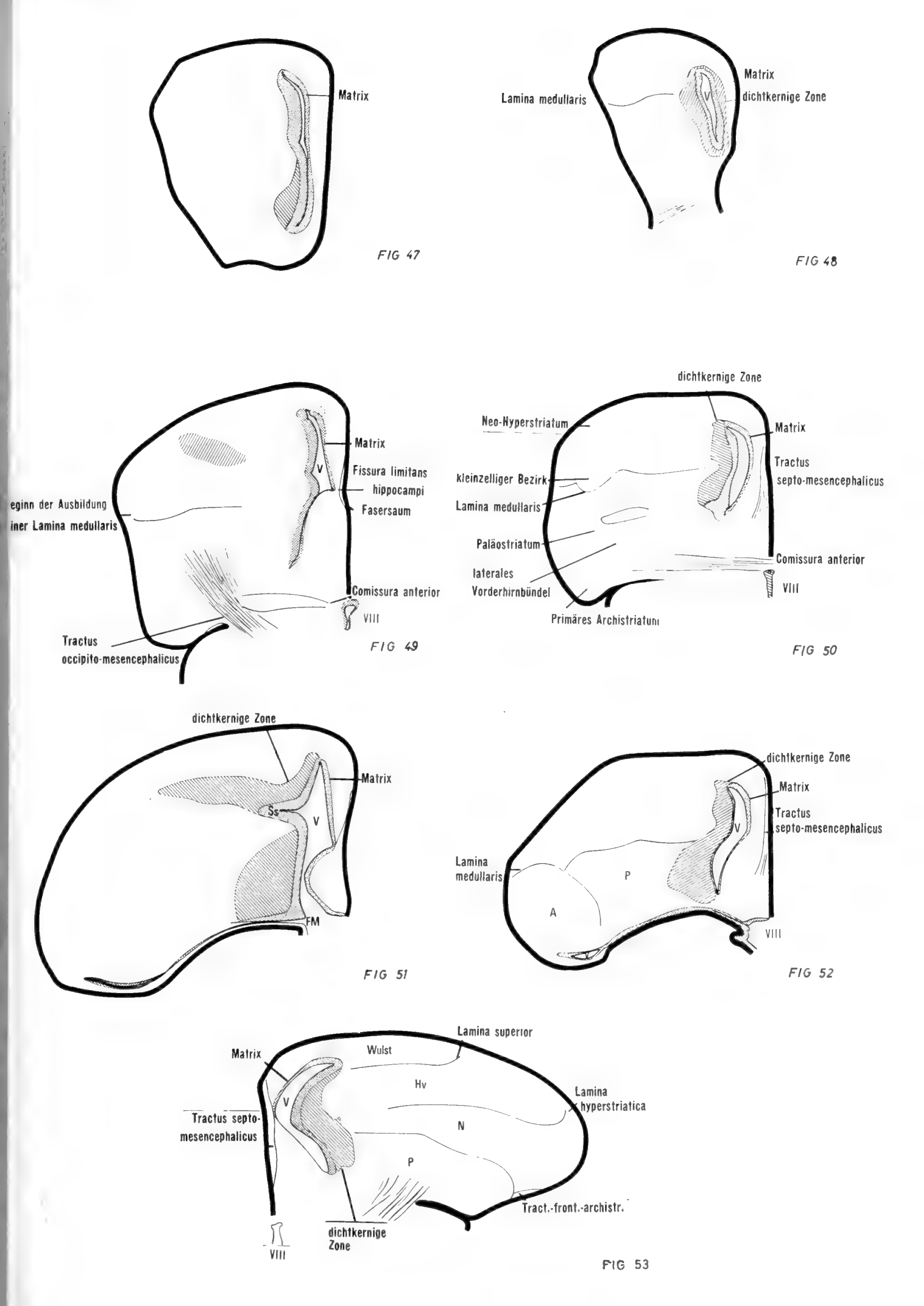


Fig. 47—52: Gehirne am Schlüpftag. Querschnitte von rostral nach caudal
Fig. 47, 49, 51: *Dendrocopos maior*
Fig. 48, 50, 52: *Jynx torquilla*
Fig. 53: *Passer montanus* (Feldsperling) am Schlüpftag. Querschnitt unmittelbar vor der Comissura anterior. Die Grossgliederung der striatalen Gebiete ist abgeschlossen.

Tome 78, fasc. 1, n° 4: 187-207 — Juin 1971

Histological study of greatly enlarged pericardial sac in the embryo of the viviparous teleost Lebistes reticulatus

by

Yvette W. KUNZ
Department of Zoology, University College, Dublin (Ireland)

With 8 figures

1. INTRODUCTION

The Cyprinodontes are characterized in the embryo by a greatly expanded pericardial sac. In some species the enlargement can be such that the sac is drawn over the anterior part of the embryo, a process which is likened to the formation of the serosa and amnion in higher vertebrates (FRASER, 1940; TAVOLGA, 1949).

The cyprinodont *Lebistes reticulatus*, Peters, is one of the species to have its whole head covered by the pericardial sac during certain embryonic stages (KUNZ, 1964). The purpose of this study is to investigate the histological nature of the expanded pericardial sac, to follow its formation and regression and to discuss its possible functions.

2. MATERIAL AND METHODS

Lebistes reticulatus is a member of the *Cyprinodontes*, family *Poeciliidae*. It is a viviparous fish. Sperm is stored within ovarian pockets. Females, once inseminated, can produce several broods. Fertilization and development take place within the ovarian follicles.

The fish used in this investigation were taken from an inbred laborator) stock. The time lapse between successive broods was, on the average, 35 days at 22° C and a constant 12 hourly day and night cycle. The time between spawning and fertilization of a new batch of eggs was estimated at 5 days, which left ar embryonic time of 30 days (KUNZ, 1964). *Lebistes reticulatus* shows no super-fetation, but the developmental stages in any one ovary may vary, especiall) during early development.

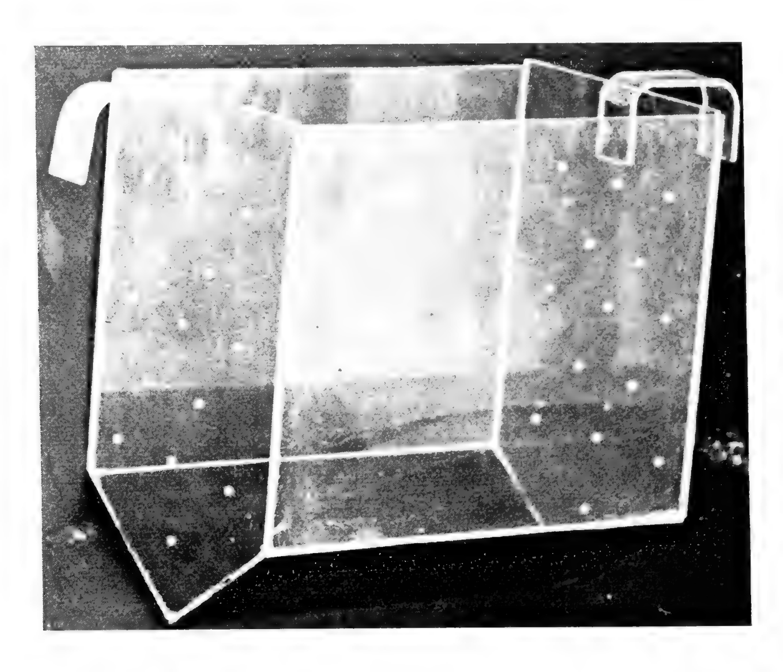


FIG. 1
Breeding tank made of perspex

In order to observe spawning of individual fish, females were kept in breeding cages (Fig. 1), suspended in separate water tanks. The cages were made of clear perspex, with the lower part of green colour to give the occupants some hiding space. Perforation of the side walls allowed for water exchange. A longitudinal slit at the base allowed the newly born fish to escape being preyed on by the mother.

After the birth of a brood, the females, which were presumed to be pregnant again, were dissected at intervals of from 3 to 30 days. The embryos were examined under the dissecting microscope and allocated to appropriate develop-mental stages. With watchmaker's forceps the embryos were freed from the follicular and egg membranes and kept in physiological NaCl-solution. Drawings

of the various embryological stages were made from living specimens with the aid of a Wild Stereomicroscope M 5. *

The specimens were fixed in alcoholic Bouin solution. Due to the brittleness of the yolk following fixation, different clearing agents were used: a) methyl-benzoate, b) terpineol-alcohol (after WETZEL, 1931), c) isopropoylalcohol-paraffin mixture with subsequent swelling of the paraffin blocks in distilled water (after WESSING and CLAES, 1958). Alternatively, the blastodisk or embryo was separated from the yolk after fixation, thereby rendering subsequent swelling of the paraffin blocks unnecessary. The embedding wax used was Merck paraffin (mP 56-58° C) with addition of some bees'-wax. Sections were cut at 5μ and 7μ. Stains used were acid hemalum (Mayer), hematoxylin (Weigert), hematoxylin (Heidenhain), hematoxylin (Prenant), counterstained with benzopurpurin, eosin, orange G and picroindigocarmin.

3. RESULTS

For anyone not completely familiar with teleostean development, the following *introductory remarks* a)—d) are included:

a) The surface ectoderm in the teleosts is made up of two different layers: 1) the epidermic stratum (couche supérieure of Henneguy), which is the upper sheet. It consists of a layer of flattened cells, which does not contribute to the formation of the neural system. It persists into adult life as the outermost layer of the epidermis; 2) the strata of "nervous layer" cells (couche profonde of Henneguy), in the following abbreviated as "nervous ectoderm". These strata give rise to the central nervous system, the sense organs and the epidermis.

b) The neural system, as other systems in teleosts, is laid down as a solid mass of cells and only later hollows out.

c) The periblast (yolk sac entoderm) refers to a layer found superficially on the yolk. It overgrows the yolk with the advancing blastoderm (germ) ring during epiboly. Its nuclei are scattered in a cytoplasmic syncytium and, at the end of cleavage, appear greatly increased in size. They develop protuberances and loose the capacity to divide by normal mitoses.

d) The urinary bladder in the teleostean embryo lies dorsally to the rectum and opens just behind the anus. In *Lebistes reticulatus* the bladder increases greatly in size during development. It grows as a bilobed structure into the yolk sac and at the end of the embryonic period almost fills the space originally

* Obtained with a grant from the Royal Dublin Society.

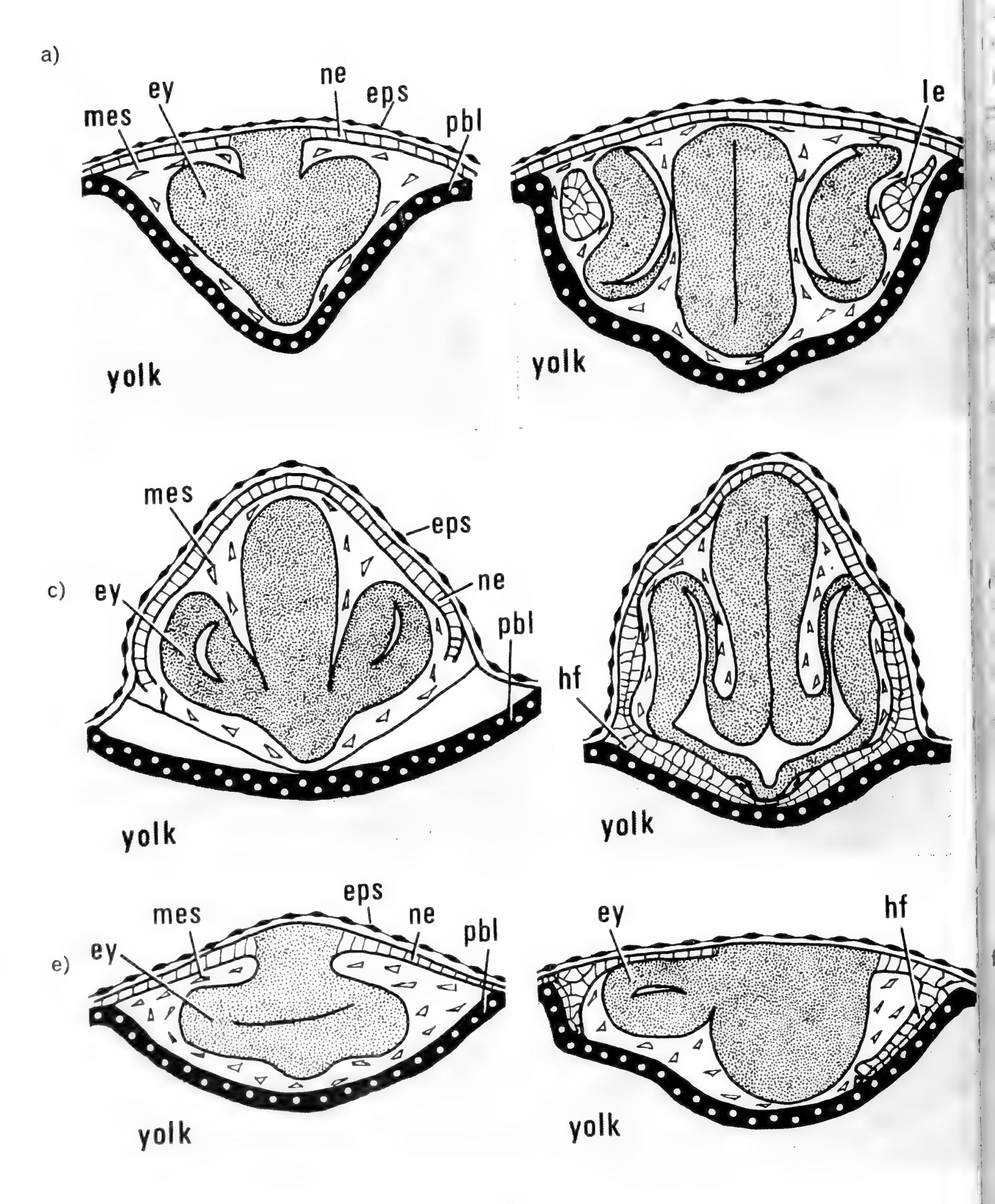


FIG. 2

Diagram showing formation of ectodermal headfold in *Lebistes reticulatus* (e-f), compared with corresponding stages in *Serranus atrarius* (a-b), after WILSON (1891) and trout (c-d), after HENNEGUY (1888). Cross sections. f) oblique section to show cranio-caudal gradient (right half cranial to left half)

occupied by the yolk. It collapses prior to ovulation and subsequent birth. (KUNZ, 1963).

Grading and designation of stages: the embryos were graded into 8 stages according to visible steps in development and regression of the pericardial sac. The embryonic age given is calculated as described under 2. Material and Methods. It is followed by a) the description of certain characteristics found in the majority of a batch of living embryos of that stage, which are easily recognized under the dissecting microscope, and by *b)* some diagnostic histological features of the head region.

Stage 1 (4th embryonic day)

a) The embryo is marked out as a linear thickening. Brain, with optic primordia, makes its appearance. Up to 3 somites present.

b) Brain and optic primordia are solid, but thin crevasses indicate the area where the cells will separate to form a lumen. The auditory placodes appear as epidermal thickenings (Fig. 3).

Paired solid primordia of the pericardium, lying anteriorly to the auditory placodes, may be seen (Fig. 3). The head lies embedded in the yolk. The nervous ectoderm, over the head of the embryo, becomes thickened and passes insensibly into the cells of the brain primordium. The thickened embryonic ectoderm tapers into the thin ectoderm of the extra-embryonic area (Fig. 2e).

Stage 2 (4th embryonic day)

a) Surface view as above. Not less than 3 somites present.

b) The clefts within the primordia of the eyes are more pronounced.

The primordia of the pericardium acquire lumina. At the area between the thickened embryonic and thin extra-embryonic nervous ectoderm, lateral folds appear. Each fold grows in a medio-ventral direction and extends longitudinally from the tip of the brain to the end of the eye region. This infolding marks the beginning of the formation of the ectodermal headfold. The epidermic stratum is not involved in this process (Fig. 2f).

Stage 3 (5th embryonic day)

a) Surface view as above, but 4-8 somites.

b) A distinct lumen in the eye primordium is conspicuous; the future ventricles of the brain are still only indicated as a vertical crevasse. The auditory placode has invaginated as a solid mass.

The pericardium extends anteriorly and its lumina enlarge (Fig. 3). The ectodermal headfolds meet and fuse in the mid-ventral line. The

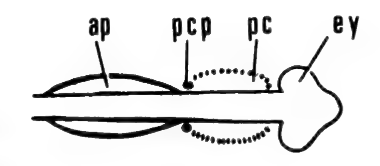


FIG. 3

Surface view of embryo at stage 1 showing position of pericardial primordia (extension of pericardium up to stage 3 indicated as dotted line)

inner sheet of the lateral folds is made up of 1-2 layers of cuboidal cells, whereas the outer sheet is composed of flattened cells. This indicates that the thick embryonic ectoderm and the thin extra-embryonic ectoderm equally contribute to the folding process. In the ventral region of the fused folds the layers are pressed between brain and yolk and consequently all their cells appear to be greatly flattened (Fig. 6a, 7a).

Stage 4 (6th embryonic day)

a) Lens of eye appears. A vascular network develops over the surface of the yolk sac. 9-16 somites present (Fig. 4a).

b) The lens placode, a solid spherical mass of cells, fully separates from the overlying superficial nervous ectoderm. The optic vesicles begin to invaginate into optic cups. Infundibular region of diencephalon is deep and distinct and the third ventricle becomes established. Olfactory organs appear as a pair of solid cell masses. Auditory placodes acquired a lumen and become the otic vesicles (Fig. 6b).

The bilateral pericardial primordia meet ventro-medially and form the endocardial tube. They greatly extend in the anterior direction and towards the end of this stage, extend beyond the head. There is, as yet, no indication of a pericardial overgrowth of the head (Fig. 6b, 7b). Ectodermal headfolds extend longitudinally to the posterior region of the mesencephalon, near the first gill pouch. The layers of the ectodermal headfold are now greatly thinned consisting of flattened cells which no longer reveal their origin as of embryonic or extra-embryonic nervous ectoderm.

Stage 5 (10th embryonic day)

a) Average length of embryo 3.6 mm. Eyes are pigmented grey. As a result of cranial flexure, the head becomes further buried in the yolk, which now reaches to the upper level of the eyes. The urinary bladder, dorsal to rectum, is clearly visible. Tail develops and primordia of the caudal and anal fins are evident. Pectoral fin buds appear. Blood leaves the embryo through the vena caudalis, ductus Cuvieri and vena hepatica. It flows over the yolk sac in ventral and anterior directions, and enters the heart at an expanded portion, the future sinus venosus, which lies considerably anterior to the head (Fig. 4b).

b) The eyes possess a thin pigment layer and the lens is now fibrillar. Optic lobes begin to form. Otic vesicles contain otoliths (Fig. 6c).

The bilateral pericardium has formed folds which extend dorsally, and at the same time push the bases of the ectodermal headfolds until they meet in the mid-dorsal line. This mid-dorsal line is marked by a "somatopleural bridge", which consists of two layers of nervous ectoderm (the two displaced bases of the headfolds) and two layers of the pericardial mesothelium. Posteriorly, the peri-

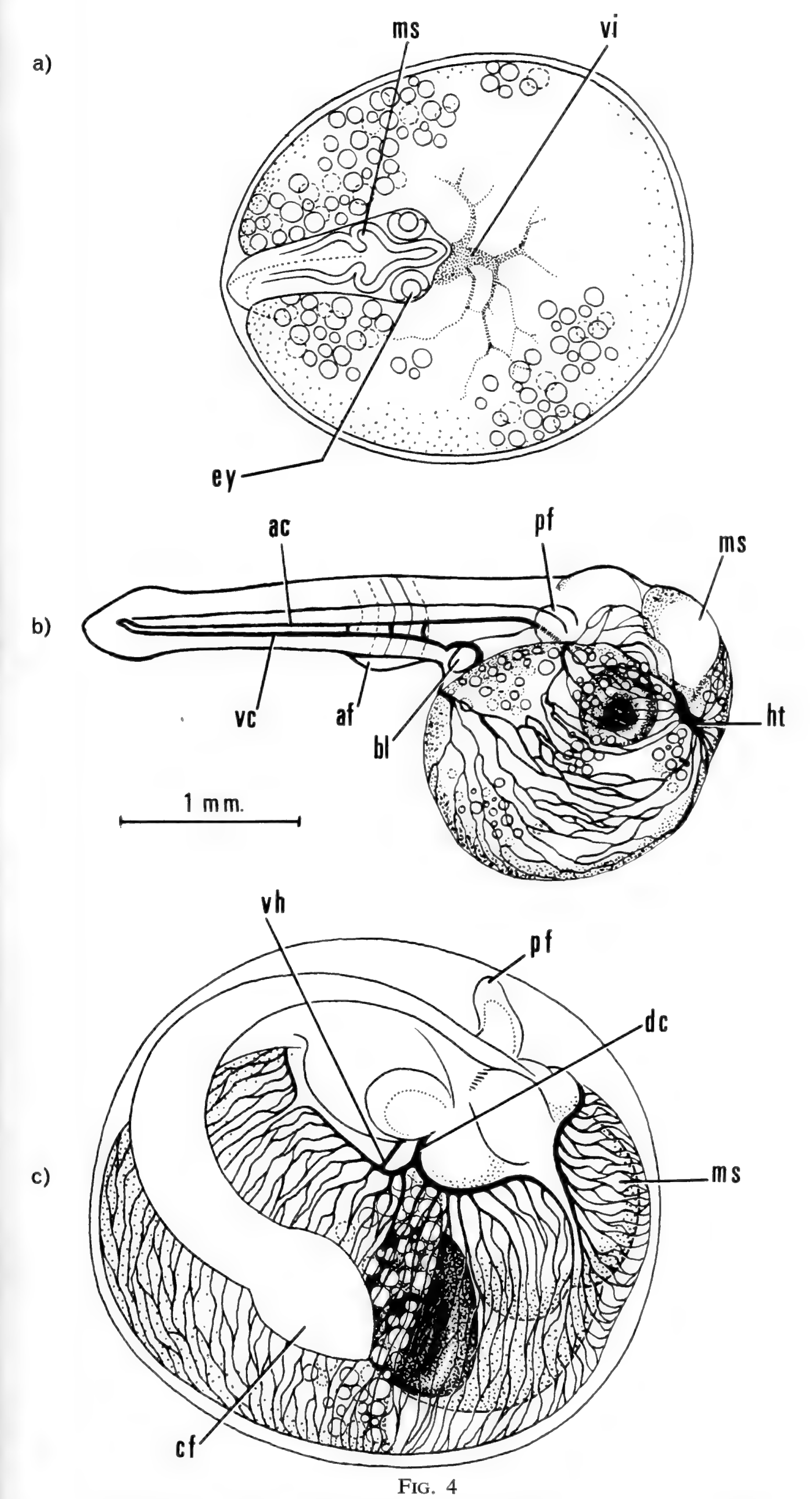
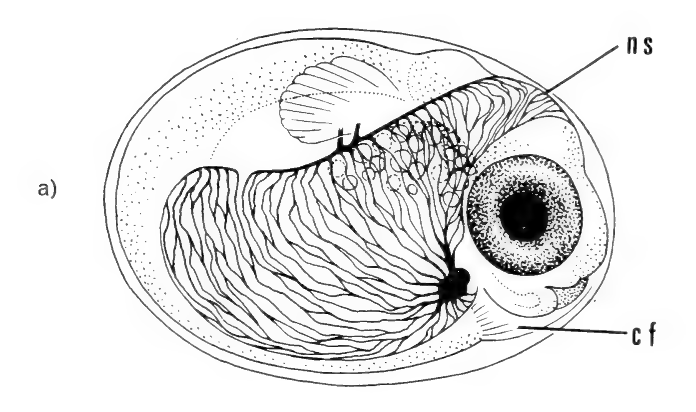


FIG. 4
a) stage 4 (6th e.day), b) stage 5 (10th e.day), removed from egg membrane,
c) stage 6 (15th e.day)

cardial folds extend to the end of the otic vesicles. Capillaries lie at the base of the outer sheet of the pericardial folds; they are continuous with the vascular network of the yolk sac (Fig. 6c, 7c).

Stage 6 (15th embryonic day)

a) Average length of embryo 5.1 mm. Eyes appear black. Yolk material diminishes markedly and now only covers two thirds of the eyes. As the yolk is gradually used, the lumen of the yolk sac is encroached upon by the enlarging bilobed urinary bladder. Rays have made their appearance in pectoral and caudal fins. Pectoral fins twitch at irregular intervals. The entire head is covered by a vascular network, which is supplied by the anterior branches of the ductus Cuvieri (Fig. 4c).



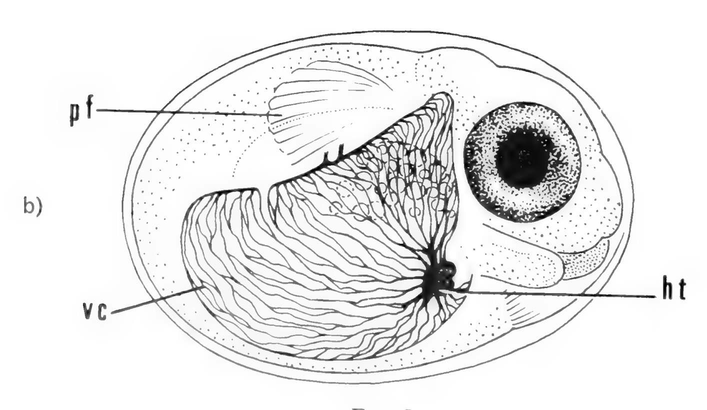


FIG. 5
a) stage 7 (20th e.day), b) stage 8 (25th-30th e.day)

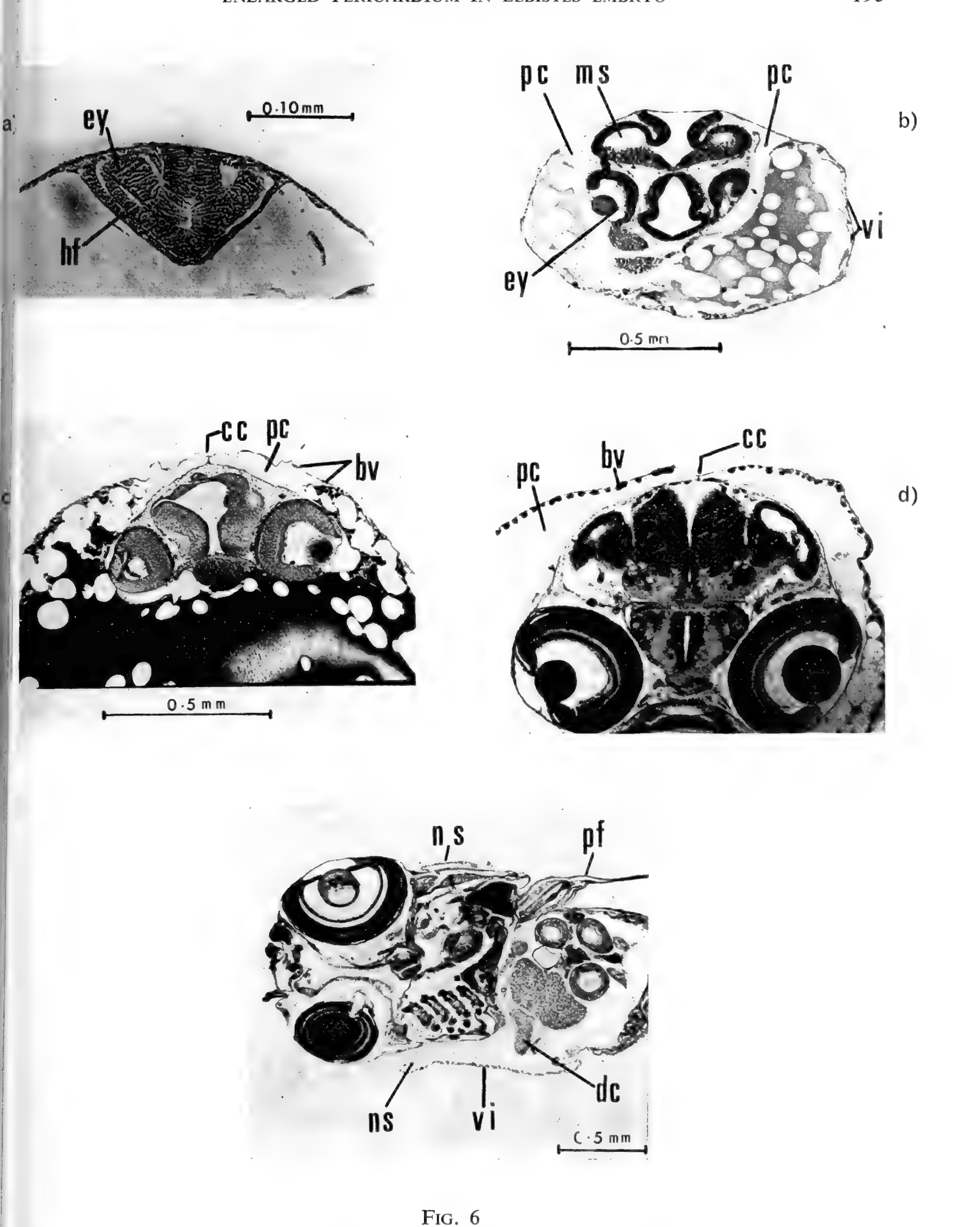


FIG. 6

Sections through headregions of embryos (a-d cross sections, e horizontal section)
a) stage 3 (5th e.day) b) stage 4 (6th e.day)
c) stage 5 (10th e.day) d) stage 6 (15th e.day)
e) stage 8 (25th-30th e.day)

b) The whole lens (except for the surface epithelium) is now fibrillar and the layers of the retina are evident (Fig. 6d).

The histological sections show that the cavities of the pericardial folds are not fused dorsally. The capillaries spread over the whole outer wall of the

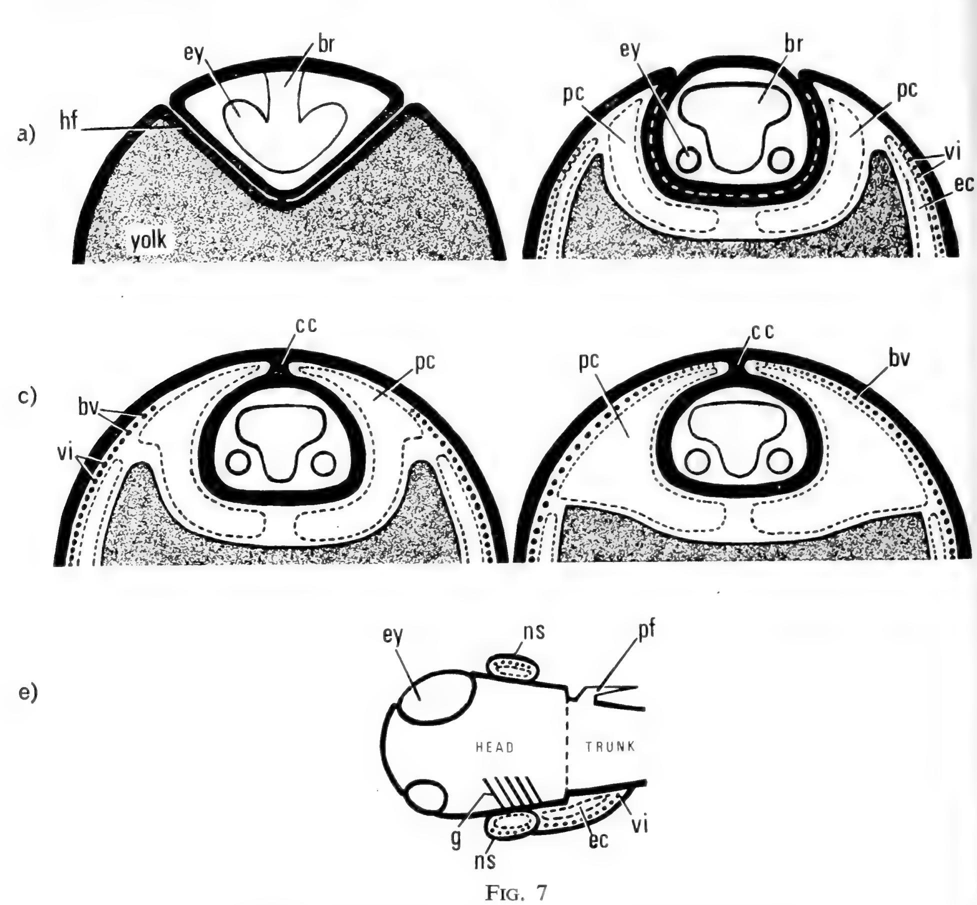


FIG. 7

Diagrammatic representation of sections shown in Fig. 6

pericardial folds, but do not cross over from one side to the other; the dorsal somatopleural bridge marks the line of division. The inner walls of the pericardial folds, which are not vascular, adhere closely to the inner sheet of the ectodermal headfold. The pericardial folds extend posteriorly to the pectoral fins (Fig. 6d, 7d).

Stage 7 (20th embryonic day)

a) Length of the embryo averages 6.1 mm. Head elongates and yolk extends only to the middle of eyes. Yolk material is almost used up and urinary bladder

now occupies most of the yolk sac. Pectoral fins beat rhythmically. Movements of lower jaw become evident. Pelvic fin primordia appear, and rays develop in dorsal fin. The anterior tip of the head pushes through the pericardial sac by separating the pericardial folds. These subsequently narrow to a small band, the so-called neckstrap. This neckstrap is still supplied with blood from the anterior branches of the ductus Cuvieri. The vitelline blood circulation is greatly reduced (Fig. 5a).

b) Semicircular canals of the labyrinth develop.

The vascularization of the neckstrap remains restricted to the external sheet of the pericardium and is still continuous with the vitelline circulation. The vessels of the neckstrap do not traverse the dorsal midline (Fig. 6e, 7e).

Stage 8 (25-30th embryonic day)

a) Embryo measures up to 8.5 mm. Opercular movements have started and result in a dorsal splitting of the neckstrap. The remnants of the neckstrap slide down and perivitelline fluid can now leave the gill cavity freely (Fig. 5b). Urinary bladder is emptied, which results in the yolk remnants being taken up into the body. Subsequently birth takes place. The newly born fish feeds immediately and swims to the surface to fill the swimbladder.

b) After ovulation, the highly folded wall of the urinary bladder is conspicuous. Body cavity is filled with the remnants of the yolk; ductus Cuvieri seen amidst the yolk.

Remnants of the neckstrap are seen overlying the labyrinth. Its vessels break down within a few days after birth.

4. DISCUSSION

1) Ectodermal headfold in teleosts

There is, as far as can be ascertained, only one publication that gives histological evidence of the formation of the ectodermal headfold in a teleost: Henneguy (1888), in his treatise on the development of the trout, reports how at the stage when the lens begins to develop (22 somites), the head region starts to lift from the yolk sac (Fig. 2c-d).

Wilson (1891), in his excellent description of the embryology of the sea bass (*Serranus atrarius*) mentions that in this species the headfold begins to be developed late in embryonic life. Earlier, the head is buried in the yolk and the eye cup is in direct contact with the periblast of the yolk sac. As an adaptation to the late appearance of the ectodermal headfold, the lens is formed from cells

of the dorsal ectoderm, which have grown downwards between eye cup and yolk periblast. The formation of the headfold, however, is not described (Fig. 2a-b).

Also *Lebistes reticulatus* has the head buried in the yolk. Here, however, the headfold grows downward at the 3 somite stage, before the eye cups are formed. The development of the lens takes place in the usual way. This very early formation of the ectodermal headfolds is a prerequisite for the formation of the pericardial folds (Fig. 2e, f).

In order to compare the appearance of the ectodermal headfold in these three species, one looks for an "independent" developmental phenomenon. The relative embryonic age cannot be used, since teleosts hatch at widely different stages of development (KUNZ, 1964). If the number of somites, related to the full number, is taken, the line Lebistes → Trout → Serranus clearly emerges, *Lebistes reticulatus* showing the earliest appearance. The optic primordia, forming immediately after the neural cord has been laid down, constitute another valid stage for comparison, and confirm the sequence quoted above. The onset of pigmentation in the retina, another useful stage for comparison (KUNZ, 1964), cannot be employed here, since data on *Serranus atrarius* are lacking.

2) Comparison of pericardium in cyprinodont families

The Cyprinodontes comprise seven families; the condition of the pericardium has been studied in five.

A) **Cyprinodontidae (oviparous)**

RYDER (1885) was the first to observe a "vascular membrane on either side of the head" in *Fundulus*. TURNER (1940b) reported that the vascularized walls of the pericardium of *Fundulus heteroclitus* enclose the anterior part of the head and extend laterally up to the middle area of the eyes. A similar description was given for the pericardium of *Oryzias* by KAMITO (1928) and by RUGH (1941).

B) **Poeciliidae (viviparous)**

RYDER (1885) observed in *Gambusia patruelis* a "tubular process of the yolk bag which is prolonged upwards over the head behind the eye to meet its fellow of the opposite side". *Molliensia latipinna*, *Xiphophorus helleri* and *Lebistes reticulatus* are described by TURNER (1940b) as having a less expanded pericardium than *Fundulus heteroclitus*. The allegedly smaller pericardium in these cases is said, by TURNER, to be compensated for by the extension of the yolk sac in the form of a broad neckstrap. PURSER (1938) described a neckstrap in *Lebistes reticulatus*; she did not, however, specify its histological nature. It is obvious

that these authors studied only the older stages (20-25th embryonic day) of *Lebistes reticulatus* and that what RYDER and TURNER thought to be an extension of the yolk sac, is, in fact, the extended pericardium. The pericardial membranes of *Platypoecilus maculatus* envelop the entire anterior portion of the embryo during maximal development and form a neckstrap during regression (TAVOLGA, 1945; TAVOLGA and RUGH, 1947). The same situation is reported by these authors for *Xiphophorus helleri*, in contrast to the observations by TURNER (1940b). The embryo of *Heterandria formosa* is shown by FRASER (1940) and TURNER (1940b) to have a pericardial sac expanding dorsally over the head and trunk to the tailbud of the embryo.

C) Anablepsidae (viviparous)

Two species (*Anableps anableps* and *A. dowei*) were studied by TURNER (1940a) who comes to the conclusion that the pericardium in this family achieves the greatest enlargement. It does not, however, grow over the head but in later stages, after the yolk has been absorbed, surrounds as a thin cleft the whole "belly sac" into which the viscera protrude.

D) Goodeidae (viviparous)

Ataenobius toweri, a primitive goodeid, displays a similar condition to *Fundulus heteroclitus* described under A) above. The older specimens of the genus *Goodea* (three species), however, show a considerably more expanded pericardial sac than found in *Ataenobius toweri*. Further species of this family are described which show an evolutionary line in direction of a diminuation of the yolk sac and a relative increase of the pericardial sac (TURNER, 1940c).

E) Yenynsiidae (viviparous)

A hypertrophic pericardial sac is present in *Yenynsia lineata*; it atrophies with the receding yolk sac in the late embryonic stages (TURNER, 1940d).

One must take into consideration that the embryos of the *Goodeidae* and *Yenynsiidae* are not retained in the ovarian follicle until birth, as is the case in the *Poeciliidae* and *Anablepsidae* but are liberated into the lumen of the ovary at an early stage, where they continue development (SICCARDI, 1940; TURNER, 1947).

When comparing the pericardium of the five cyprinodont families, it may be concluded that the condition in the Cyprinodontidae foreshadows the formation of pericardial headfolds, which become evident in the Poeciliidae, with *Heterandria formosa* showing a maximal development. The Anablepsidae exhibit an even greater expansion of the pericardium, which does, however, not result in a head-

fold being formed. The Goodeidae and Yenynsiidae are "outsiders", since their gestation is not entirely follicular; during the early stages in the follicle they show a hypertrophic pericardium, while later they develop special structures which are looked on as substitutes for the receding pericardial sac.

3) Homology of ectodermal and pericardial headfolds of poeciliids with amniotic folds of higher vertebrates

Various authors have suggested this homology (Fraser, 1940; Turner, 1940a-e and Tavolga, 1949). Terms such as "pseudoamnion", "pericardial amnion" and "pseudochorion", "pericardial serosa" have been coined to denote the walls of the headfolds in cyprinodonts. In the following the expressions "pericardial amnion" for the inner wall and, since it is vascularized, "pericardial chorion" for the outer wall are used.

A) Morphology

There are several basic differences between the folds of *Lebistes reticulatus* and the amniotic folds of higher vertebrates:

a) In all poeciliids the pericardial amnion lies close to the head ectoderm; there is never, in its development or regression, an amniotic cavity present.

b) The amniote embryo becomes entirely covered by the amnion. In the cyprinodonts even with the most extensive overgrowth of headfolds, the caudal region remains free.

c) In the amniote, headfold and lateral folds eventually meet with the tail fold, to form one continuous extra-embryonic coelom. This is not so in *Lebistes reticulatus* where a chorio-amniotic connection (somatopleural bridge) persists along the mid-dorsal line. No other author, as far as can be ascertained, has described the genesis of the poeciliid headfolds, but Fraser (1940) describes, for the fully developed sac of *Heterandria formosa*, two mesothelial strands along the midline and overlaid by a continuous ectoderm. The extra-embryonic pericardial cavity of *Platypoecilus maculatus*, however, is shown to be dorsally continuous (Tavolga and Rugh, 1947). Thus, no other species seems to possess the 4-layered chorio-amniotic connection, observed in *Lebistes reticulatus*.

B) Formation

In the sauropsida the origin of the amnion is by amniotic folds (pleuramnion). A similar mode is adopted by certain mammals; in others the amniotic cavity is the result of delamination (schizamnion) (Portmann, 1965) (Fig. 8A-B).

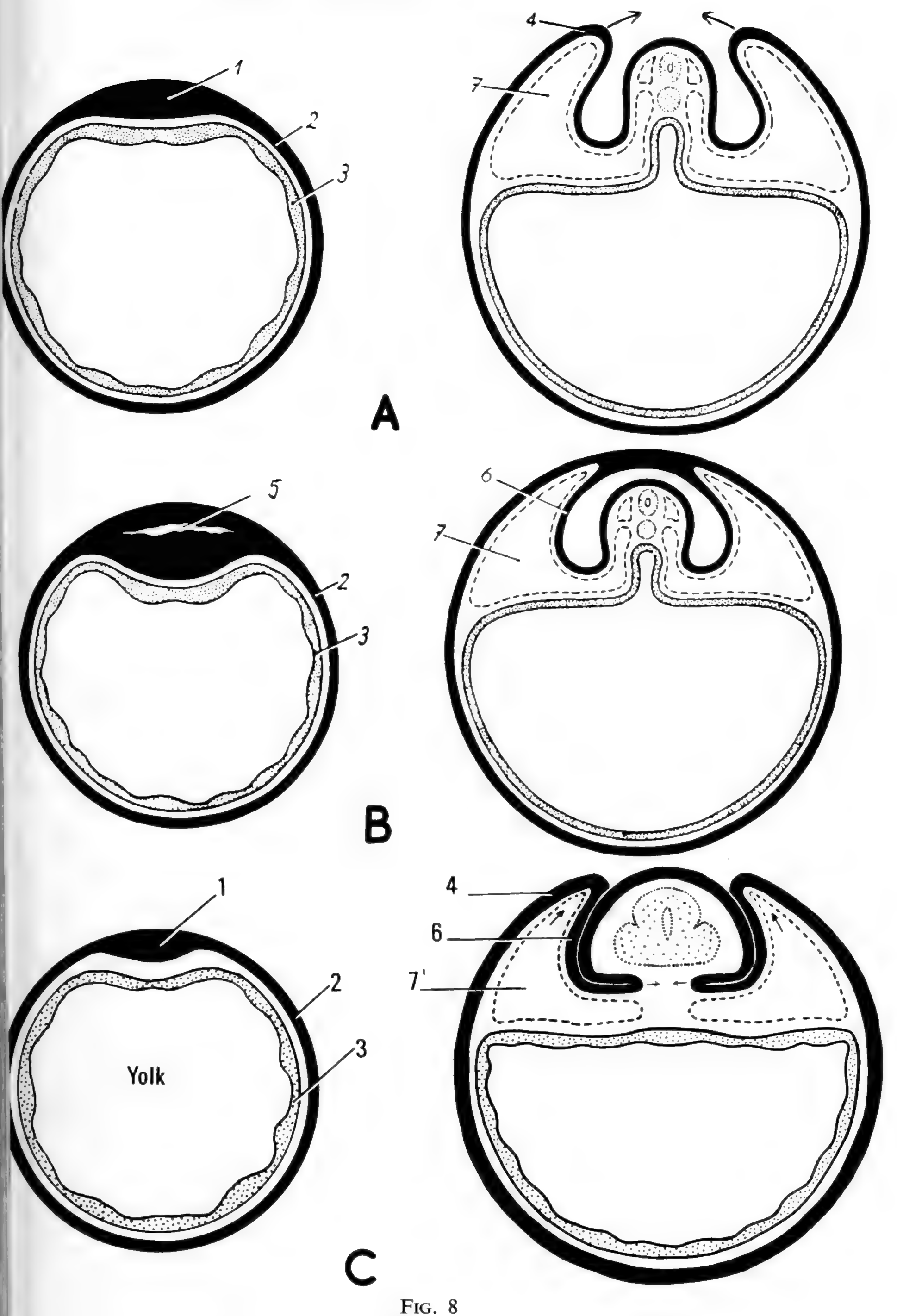


FIG. 8

Formation of amnion in mammals (A, B) compared with ectodermal and pericardial headfolds in *Lebistes reticulatus* (C)

A = Pleuramnion } in mammals (after PORTMANN, 1965)
B = Schizamnion }
C = " Pleuramnion " in *Lebistes reticulatus*

embryo primordium 2) trophoblast/extraembryonic ectoderm 3) entoderm/yolk sac entoderm eriblast) 4) amniotic folds 5) amniotic crevasse 6) amnion 7) extraembryonic coelom 7') extra-embryonic pericardium

The pericardial amnion of *Lebistes reticulatus* is the result of a folding process (Fig. 8C). Because of the absence of an "amniotic cavity", the folding process is difficult to follow. The ectodermal headfolds proceed first in a ventral direction until they meet (Fig. 2f, 7a). Later, the folding process continues in dorsal direction, starting at the base of the "ventral" headfolds just formed (Fig. 7b-c). The formation of these "dorsal" headfolds seems to be caused by the dorsal expansion of the pericardium (pericardial headfolds). Figure 8C (right) shows the formation of the "ventral" and "dorsal" part of the ectodermal headfolds superimposed, and also the formation of the pericardial headfolds. After completion of the folding processes, the layer that originally constituted the inner sheet of the ectodermal headfold is now the head ectoderm, while the outer sheet forms part of the "amnion".

4) Analogy of ectodermal and pericardial headfolds with amniotic folds

The phylogenetic origin of the amniotic folds is obscure. Since it is accepted that reptilia and birds were the first to lay eggs on dry land, it is suggested that the amnion has been developed to keep the embryo moist. In the placental mammal desiccation presents no problem, and the function of the amniotic cavity here is thought to be one of protection, i.e. equalizing and distributing pressure exerted against the embryo.

Since the poeciliids are devoid of the amniotic cavity, the extra-embryonic pericardial cavity enclosing the head may be assumed to act as a pressure cushion (40 embryos in one ovary, on average). It may be suggested, however, that the main significance of the "amniotic folds" in Lebistes lies in the vascularized outer wall or pericardial chorion. This is an extension of the vitelline circulation, and its functions must, therefore, be additive. The functions of the teleostean vitelline circulation are thought to be similar to those of the chorion of the amniota, namely nutrition, respiration and excretion. One should therefore, with this in view, limit the functions of the pericardial chorion to the following:

A) Accessory respiratory function

Respiratory function of the expanded pericardial sac was put forward by Tavolga and Rugh (1947) for *Platypoecilus maculatus*. There seems to be some indirect evidence for this function in *Lebistes reticulatus* because the vascularization of the pericardial sac is at its maximum (15th embryonic day) well before respiratory exchange is taken over by the gills. By the time the headfolds have been reduced to the neckstrap (20th embryonic day), the pectoral fins beat continuously thereby producing a vigorous circulation of the perivitelline fluid, which benefits

gaseous exchange. Somewhat later (about 25th embryonic day) the mouth movements begin and perivitelline fluid is drawn into the pharyngeal cavity. Two to three days later opercular movement starts which results in a dorsal splitting of the vascularized neckstrap. Respiration by the gills is now in progress as the remnants of the neckstrap are rapidly absorbed.

B) Accessory nutritive function

Teleostean yolk sac vessels are the means by which yolk products are transported to the embryo. In the viviparous poeciliids, the vitelline circulation is in close contact with the maternal ovarian circulation. It is suggested, therefore, by different authors that the embryos obtain additional nutrients from the mother (BAILEY, 1933, TURNER, 1940a-d and 1947, SCRIMSHAW, 1944 and 1945, TRINKAUS and DRAKE, 1952, ROSENTHAL, 1953, TAVOLGA and RUGH, 1947, TAVOLGA, 1949). Apart from the findings for *Heterandria formosa* (SCRIMSHAW, 1944), there seems to be no evidence, in *Lebistes reticulatus* and other poeciliids, that yolk sac circulation with its extension into the headfolds are of a placental nature.

C) Accessory excretory function

It has been suggested by TAVOLGA and RUGH (1947) that the extended pericardial sac in *Platypoecilus maculatus* is also a means of nitrogenous disposal. As mentioned earlier, *Lebistes reticulatus* is characterized by a urinary bladder which increases greatly in size during embryonic development (KUNZ, 1963). The increase in bladder size in this species occurs concomitantly with an acceleration in the utilization of yolk. So it may be the function of the greatly enlarged bladder to store waste products which can no longer be handled by the yolk sac circulation, having lost its extension into the headfolds. To prove this view the chemical nature of the contents of the urinary bladder must be known.

On the basis of the data given in the publications referred to above and on the basis of present observations no conclusion can be drawn as to whether the functions of the vascularized headfolds are nutritive, excretory or respiratory, or indeed a combination of two or more of these. Equally, it is not known if the greatly enlarged bladder stores waste products. It is desirable, therefore, to leave aside this controversy and discuss in the following section the relationship between headfolds and enlarged urinary bladder and its probable significance.

5) SIGNIFICANCE OF ECTODERMAL AND PERICARDIAL HEADFOLDS RELATED TO DEVELOPMENT OF ENLARGED URINARY BLADDER

It has been shown that the circulation of the pericardial sac in *Lebistes reticulatus* is an extension of the vitelline circulation and that both are in close contact with the maternal ovarian circulation. The contact between maternal

and embryonic tissue is "epithelio-chorial" as found in mammals with an extensive placenta (opposed to those with a massive placenta). Mammals with such an extensive placenta (e.g. ruminants and pig) are characterized by the possession of a voluminous allantois. As this allantois contains very little urine, it is not considered to be a storage place for excretory matter. Its main function is said to press fetal against maternal circulation (PORTMANN, 1965). Similarly, the function of the greatly enlarged urinary bladder in *Lebistes reticulatus* (and *Heterandria formosa* as described by FRASER, 1940) may be to serve an intimate contact between yolk sac (+ headfold) circulation and ovarian circulation during the recession of the yolk material.

The similarity can be drawn further when one considers the urinary bladder of teleosts to be of entodermal origin (FELIX, 1898), as is the allantois of higher vertebrates. According to TAVOLGA (1947) the bladder of *Xiphophorus helleri* is formed from Kupffer's vesicle, which itself is an outpushing of the postanal gut. In other fish, however, the urinary bladder appears a long time after the Kupffer's vesicle has disappeared (e.g. in *Serranus atrarius* (WILSON, 1891), *Esox lucius* (GIHR, 1957). Thus, there seems to exist not only an analogy but also a homology between the allantois and the teleostean urinary bladder: both are of entodermal origin; and moreover, in some mammals, the allantois is finally incorporated into the urinary bladder.

The phenomenon of the development of parallel structures in phylogenetically unrelated groups is apparent, *Lebistes reticulatus*, a live-bearing teleost, having developed "amniotic folds", an enlarged "allantois", and, perhaps, an "extensive placenta".

Thanks are due to: James Dunne for technical assistance, Hans Schaufelberger and Matthew Foster for help with the illustrations and Volker Seelbach (Department of Zoology, University of Basel) for letting me use his sectioned material

SUMMARY

1) The embryo of the viviparous teleost *Lebistes reticulatus* is characterized by the development of a greatly increased pericardium, which is drawn over the entire head.
2) The outer wall of this headfold is vascularized; the blood vessels are continuous with the yolk sac circulation.
3) The histological structure of the fully developed headfolds is established. Their formation and regression are followed.
4) Homology and analogy of the headfolds with the amniotic folds of the amniota is discussed.

5) The possible functions of the headfolds are discussed. A hypothesis is put forward as to their main function in relation to the greatly increased urinary bladder characteristic for this species.

Zusammenfassung

1) *Lebistes reticulatus*, ein lebendgebärender Teleostier, weist während seiner embryonalen Entwicklung einen stark erweiterten Herzbeutel auf, der den Kopf umhüllt.

2) Die histologische Struktur dieser Kopffalte wird nachgewiesen und ihre Bildung sowie ihr Abbau beschrieben.

3) Die Aussenwand der Kopffalte ist mit einem dichten Blutgefässnetz versorgt, welches einen erweiterten Teil des Dotter-Blutkreislaufes darstellt.

4) Die Homologie sowie Analogie der Kopffalte mit der Amnionfalte höherer Wirbeltiere wird diskutiert.

5) Die Funktionen der Kopffalte werden abgegrenzt. Eine mögliche Bedeutung der Kopffalte, speziell im Hinblick auf die früher beschriebene starK erweiterte Harnblase des Embryos, wird vorgeschlagen.

Résumé

1) Les embryons de *Lebistes reticulatus* se caractérisent par un sac péricardique volumineux qui encapuchonne la tête (repli céphalique).

2) Le feuillet pariétal de ce replis céphalique est vascularisé; ses vaisseaux tirent leur origine des branches antérieures des conduits de Cuvier et renvoient le sang au système porte vitellin.

3) La structure histologique des replis céphaliques est analysée, et leurs formation et regression sont décrites.

4) Homologie et analogie entre les replis céphaliques et les replis amniotiques des vertébrés supérieurs sont discutées.

5) Les fonctions probables des replis céphaliques sont précisées. Une interprétation hypothétique de leur rôle, surtout en relation avec le développement d'une vessie urinaire très élargie, est introduite.

BIBLIOGRAPHY

BAILEY, R. R. 1933. *The ovarian cycle in the viviparous teleost Xiphophorus helleri.* Biol. Bull. 64: 20-225.

FELIX, W. 1898. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden: „Enddarm, Schwanzdarm und Harnblase".* Anat. Hefte 8: 427-443.

FRASER, A. E. 1940. *Observation on the breeding and development of the viviparous fish, Heterandria formosa.* Quart. J. Micr. Sci. 81: 479-520.

GIHR, M. 1957. *Zur Entwicklung des Hechtes.* Rev. Suisse Zool. 64: 355-474.

HENNEGUY, L. F. 1888. *Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénèse de la truite.* J. Anat. Physiol. 24: 413-502, 525-617.

KAMITO, A. 1928. *Early development of the Japanese killifish (Oryzias latipes), with notes on its habits.* J. Coll. Agric., Imp. Univ. Tokyo 10: 21-38.

KUNZ, Y. 1963. *Die embryonale Harnblase von Lebistes reticulatus.* Rev. Suisse Zool. 71: 445-525.

— 1964. *Morphologische Studien über die embryonale und postembryonale Entwicklung bei Teleostiern, mit besonderer Berücksichtigung des Dottersystems und der Leber.* Rev. Suisse Zool. 71: 445-525.

PORTMANN, A. 1965. *Morphologie der Wirbeltiere.* Benno Schwabe, Basel.

PURSER, G. L. 1938. *Reproduction in Lebistes reticulatus.* Quart. J. Micr. Sci. 81: 150-158.

ROSENTHAL, H. L. 1953. *Embryonic development of the lordotic and normal guppy, Lebistes reticulatus (Peters).* Biol. Bull. 105: 160-165.

RUGH, R. 1941. *Experimental embryology, a manual of techniques and procedures.* New York Univ., N.Y.

RYDER, J. A. 1885. *Development of the viviparous osseous fishes and of Atlantic salmon.* Proc. U.S. Nat. Mus. 8: 128-155.

SCRIMSHAW, N. S. 1944. *Embryonic growth in the viviparous poeciliid fish, Heterandria formosa.* Biol. Bull. 87: 37-51.

— 1945. *Embryonic development in poeciliid fishes.* Biol. Bull. 88: 233-246.

SICCARDI, E. M. 1940. *La viviparité de Jenynsia lineata (Jenyns) Berg.* C. R. Soc. Biol. Paris 134: 494-496.

TAVOLGA, W. N. 1949. *Embryonic development of the platyfish (Xiphophorus), and their hybrids.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 94: 165-229.

— and R. RUGH. 1947. *Development of the platyfish, Platypoecilus maculatus.* Zoologica 32: 1-15.

TURNER, C. L. 1940a. *Follicular pseudoplacenta and gut modifications in anablepid fishes.* J. Morphol. 67: 91-103.

— 1940b. *Pseudoamnion, pseudochorion, and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes.* J. Morphol. 67: 271-287.

— 1940c. *Pericardial sac, trophotaeniae, and alimentary tract in embryos of goodeid fishes.* J. Morphol. 67: 59-89.

— 1940d. *Adaptations for viviparity in jenynsiid fishes.* J. Morphol. 67: 291-297.

— 1947. *Viviparity in teleost fishes.* Sci. Monthly 65: 508-518.

WESSING A. and H. CLAES. 1958. *Die Herstellung von orientierten Schnittpräparaten dotterreicher Objekte.* Zs. wiss. Mikr. mikr. Tech. 63: 477-483.

WETZEL, A. 1931. *Paraffineinbettung über Terpineol oder Methylbenzoat unter Vermeidung von abs. Alkohol und Benzol (Xylol, Chloroform) für schwer scheidbare Objekte.* Zschr. wiss. Mikroskop. 48: 25-27.

WILSON: H. V. 1891. *The embryology of the sea bass (Serranus atrarius).* Bull. U.S. Fish Comm. 9: 209-278.

ABBREVIATIONS

ad Figs. 2)-7)

c arteria caudalis
anal fin
p auditory placode
l urinary bladder
r brain
v bloodvessels of pericardial headfold
c chorio-amniotic connection/somato-
pleural bridge
caudal fin
c ductus Cuvieri
c extraembryonic coelom
m egg membrane
ps epidermic stratum
y eye (primordium)
gill

hf ectodermal headfold
ht heart
le eye lens
mes mesoblast
ms mesencephalon
ne neckstrap
o octocyst
pbl periblast (yolk sac entoderm)
pc pericardium
pcp pericardial primordium
pf pectoral fin
vc vena caudalis
vi vitelline blood circulation
vh vena hepatica

Tome 78, fasc. 1, nº 5: 209-215 — Juin 1971

Note sur l'indice crânien du Chat domestique féral

(*Felis catus* L.)

par

Paul SCHAUENBERG
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
Faculté des Sciences de Nancy, Zoologie approfondie, 54-Nancy, France

avec 1 figure dans le texte

Dans son étude du genre *Felis*, Pocock (1951) a attiré l'attention sur l'intérêt que présentent les Chats domestiques retournés à la vie sauvage dans les régions du monde où n'existent pas d'espèces autochtones du genre *Felis*. Il écrit (p. 8): « This gives special interest to the feral cats of such places as Timor, Celebes, Queensland and Tasmania, which are likely enough to become differentiated and stabilised as distinguishable forms as well worth studying, if not naming as the subspecies of other mammals.»

L'examen de 217 spécimens provenant tous de la ville de Genève, Suisse, m'a permis de déterminer l'amplitude des variations individuelles du Chat domestique (Schauenberg, 1969). L'indice crânien, qui permet de distinguer *F. catus* de *F. silvestris*, s'est avéré constant, nonobstant ces variations individuelles intraspécifiques (Kratochvil, 1970).

Il m'a paru intéressant de définir ces variations sur des individus de *F. catus* collectés dans la nature, dans différentes régions du monde, afin de vérifier si la capacité crânienne augmente sensiblement chez ces animaux domestiques retournés à la vie sauvage. [1]

[1] Cette hypothèse est admise dans le cas du Lapin (Hünckinghaus, 1965), celui du Porc et celui du Mouton (Stephan, 1951).

Les quelque 150 spécimens de toutes provenances, conservés au British Museum (Natural History), Londres, constituent le plus important matériel de Chat domestique féral connu. Je remercie vivement le Dr G. B. Corbet, conservateur des Mammifères, de m'avoir autorisé à examiner cette collection. J'ai pu mesurer et cuber 48 crânes intacts d'adultes, auxquels j'ai ajouté 2 crânes de Madagascar, conservés au Muséum de Paris et 1 de Colombie, appartenant au Muséum de Genève.

MATÉRIEL [1]

AMÉRIQUE DU NORD:

U,S.A.: 1 BM 57.6.2.2.1 New Mexico.

AMÉRIQUE DU SUD:

Colombie: 1 MHN Genève Grotte de Toluviejo, Bolivar, 19-8-1964 (B. Mechler)

Ecuador: 1 ♂ BM 58.460 Santa Elena, Guayas (S. Marchant)

Chili: 1 ♀ BM 12.7.12.3 Environs de Puerto Prat (Last Hope Inlet) (J. A. Wolffsohn)

AFRIQUE:

1 ♂ BM 27.9.10.1 Bama, Caméroun N.
1 ♀ BM 19.7.7.3693 Bakel, Sénégal (F. Lataste)
1 ♂ BM 3.8.1.1 Ber Victoria, Wady Natron, Egypte
1 ♀ BM 1.5.5.13 Shendy, Nil supérieur (N. C. Rotschild, 23-2-1901)
1 ♂ BM 4.11.3.13 Meroe, Nil supérieur Soudan (N. C. Rotschild)
1 ♂ BM 1937.8.18.16 Flancs du Mt Kilimandjaro (5.000') (B. Cooper)

ASIE:

1 ♂ BM 20.7.4.2 Tblisi (Tiflis), Géorgie, Caucase (Dr Pfitzenmayer)
1 ♂ BM 14.5.10.60 Djarkent, Semiretchensk, Turkestan, (N. C. Rotschild)

IRAN:

1 ♀ BM 13.4.2.1 Mashhad, Iran (M. Sykes)
1 ♂ BM 6.1.2.4 Sistan, Iran (Seistan, Persia)

ARABIE:

1 ♂ BM 95.6.1.61 Aden; 19-12-1895 (J. W. Yerbury)
1 ♀ BM 99.11.6.33 Lahej, Aden, (W. Dodson)

---

[1] Le Chat domestique féral en Europe fera l'objet d'une note ultérieure.

PAKISTAN OCCIDENTAL:

1 ♂ BM 44.13 Sukkur, Sind (S. H. Prater)
1 ♂ BM 65.1044 Pirawala Forest, Multan Distr., 15-1-1965 (J. Roberts)

NÉPAL:

1 BM 26.6.7.4 Katmandu, 1863 (A. Oldfield)
1 BM 45.1.8.35 « Nepal » (B. H. Hodgson)

BHUTAN:

1 ♂ BM 16.7.29.49 Hasimara (N. A. Baptist)

INDE:

1 BM 127 T Sikkim (B. H. Hodgson)
1 BM 45.4.2.8.1 « India » (Bartlett)
1 ♂ BM 13.4.11.44 Kolar Town, East Mysore (G. C. Shortridge)
1 ♂ BM 13.4.11.45 » »
1 ♂ BM 13.4.11.46 » »
1 ♀ BM 13.4.11.47 » »
1 ♂ BM 21.7.8.19 Angarakhata, S. Kanrup, Assam (H. W. Wells)
1 ♀ BM 37.3.24.21 Hazaribagh, Bengale (C. Crump)
1 BM 44.10 Hallery, Coorg (G. C. Shortridge)
1 ♂ BM 23.1.7.8 Dening, Mishmi Hills, Assam (H. W. Wells)
1 ♀ BM 44.16 Victoria, Tenasserim (G. C. Shortridge)
1 ♂ BM 44.14 Rohilkund, Pilibhit, United Provinces
1 ♂ BM 44.4 Junagadh, Kathiawar
1 ♂ BM 44.3 Talala, Junagadh, Kathiawar
1 ♀ BM 85.8.1.20 Sambhar, Rajputana (R. M. Adam)
1 ♂ BM — — Bombay (Brooke's red cat)

THAÏLANDE:

1 ♂ BM 91.10.16.1 « Siam » (Pr. Morant)

BIRMANIE:

1 ♂ BM 44.9 Paunggaung, Shan, Burma (G. C. Shortridge)

AUSTRALIE:

1 ♂ BM 23.10.4.1 Mt Driven, S.-C-Queensland (G. H. Wilkins)
1 ♀ BM 23.1.5.27 Annan River, Cooktown, Queensland, (T. V. Sherrin)

TASMANIE:

1 BM 127 Tasmanie

TIMOR:

1 ♂ BM 40.377 Amarassie, S-W-Timor (W. J. C. Frost)
1 ♀ BM 40.378 Amarassie, S-W-Timor (W. J. C. Frost)

Celebes:

1 ♀ BM 40.384 Tamalanti, W.-Celebes (W. J. C. Frost)
1 ♂ BM 97.1.38 Bonthain Peak, S.-Celebes (A. Everett)

Philippines:

1 ♂ BM 43.234 a N.-Luzon; février 1895 (R. Ford)

Madagascar:

1 MHN-Paris C.G. 1958.733 Manjakatompo, 25-5-1929 (C. Rand)
1 MHN-Paris C.G. 1958.732 Madagascar, 1902 (M. Bastard)

Ile de Socotra:

1 BM 81.1.6.1 Socotra (J. B. Balfour)

Ile de Man:

1 BM 127 B, Race de Man

RÉSULTATS

Indice crânien des spécimens examinés:

British Museum (BM)

N°	Indice	N°	Indice
57.6.2.2.1	3,59	13.4.11.46	2,84
58.460	3,37	13.4.11.47	3,25
12.7.12.3	2,98	21.7.8.19	3,56
27.9.10.1	3,22	37.3.24.21	3,63
19.7.7.3693	3,62	44.10	3,14
3.8.1.1	3,71	23.1.7.8	3,29
1.5.5.13	3,26	44.16	3,16
4.11.3.13	3,00	44.14	3,21
1937.8.1816	3,12	44.4	3,50
20.7.4.2	3,15	44.3	3,29
14.5.10.60	3,10	85.8.1.20	2,97
13.4.2.1	3,32	BM « Bombay »	3,67
6.1.2.4	3,48	91.10.16.1	3,70
95.6.1.61	3,75	44,9	3,78
99.11.6.33	3,01	23.10.4.1	3,17
44,13	3,74	23.1.5.27	3,34
65.1044	3,00	127	3,00
26.6.7.4	3,23	40.377	3,03

N°	Indice	N°	Indice
45.1.8.35	3,57	40.378	3,50
16.7.29.49	3,78	40.384	2,96
127 T	3,22	97.1.38	3,09
45.4.2.8.1	4,20	43.234 a	3,07
13.4.11.44	3,15	81.1.6.1	3,07
13.4.11.45	2,96	127 B	3,25

MUSÉUM DE PARIS (MHN-PARIS)

C.G. 1958.732	3,08	C.G. 1958.733	3,27

MUSÉUM DE GENÈVE (MHN-GENÈVE)

« Colombie »	3,10

L'indice crânien le plus élevé (I = 4,20) est celui d'un Chat (BM 45.4.2.81), sans provenance définie, étiqueté « India ». Le plus faible indice (I = 2,84) est celui d'un mâle de Kolar Town, Mysore, Inde (BM 13.4.11.46).

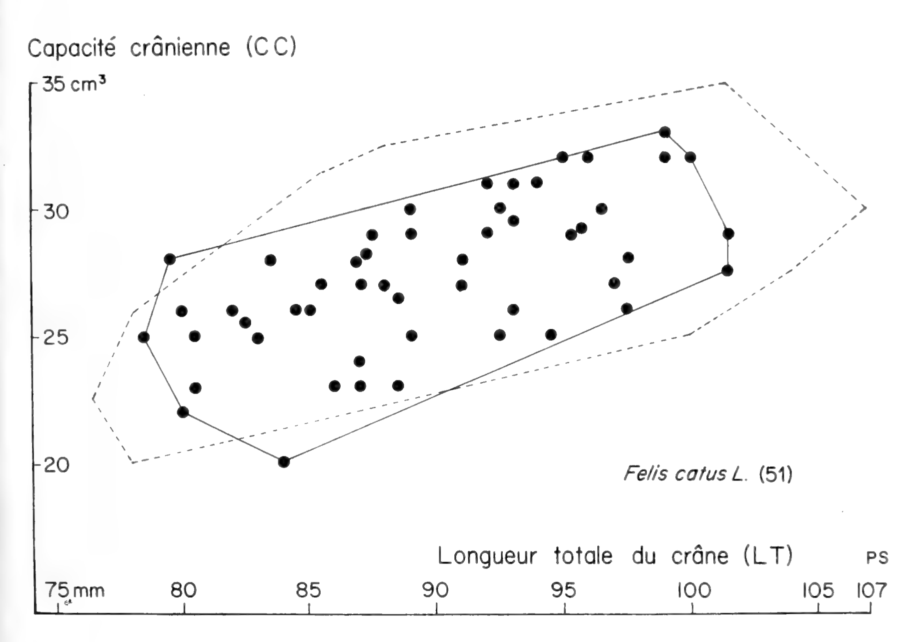


FIG. 1

Capacité crânienne de 51 spécimens de *F. catus* féral de toutes provenances, comparée à celle de 217 spécimens de Chats domestiques de la ville de Genève, Suisse, dont la ligne pointillée représente le nuage (cf. SCHAUENBERG, 1969)

La comparaison des spécimens de toutes provenances et des Chats vivant en domesticité dans la ville de Genève donne le tableau ci-dessous:

	Monde (51)	Ville de Genève (217)
Longueur totale du crâne (LT)	78,5 — 101, 5mm	76,5 — 107 mm
Capacité crânienne (CC)	20 — 33 cm^3	20 — 35 cm^3
Indice crânien (I)	4,20 — 2,84	3,90 — 2,75

CONCLUSION

On constate que les spécimens étudiés présentent tous les caractères de *F. catus* tels que je les ai définis et que leurs dimensions concordent avec celles des Chats domestiques de Genève. Les chiffres font ressortir une remarquable constante de l'indice crânien (I) chez *F. catus*, quelles que soient l'origine et les conditions de vie des individus examinés. *F. catus* est donc une forme bien définie, dont l'identification n'offre pas de difficultés particulières. La constance de l'indice crânien démontre que, même si l'espèce libre [1] qui est à l'origine des lignées domestiques a été affectée dans sa morphologie céphalique par la domestication — ce qui est supposé, mais non démontré à présent — les individus domestiques retournés à l'état sauvage ne manifestent aucune variation corrélative à leur nouveau mode de vie et qu'ils demeurent par conséquent indiscernables des spécimens restés en domesticité.

Il est juste de souligner que le temps imparti à l'état féral est le plus souvent inconnu et qu'il est vraisemblablement beaucoup trop court surtout comparé à celui du processus de domestication, pour que des modifications squelettiques d'origine génétique, aient eu la possibilité de se manifester.

SUMMARY

The skulls of 51 feral domestic cats *Felis catus*, from various parts of the world, have been compared with 217 skulls of cats from the city of Geneva, Switzerland. The feral cats show all the characteristics, as defined by the author (SCHAUENBERG, 1969), and agree with those living in domesticity. *F. catus* is a well defined form, which identification offers no major difficulties. The constancy of the cranial index indicates that, even if the ancestral wild species [2], from which the domestic lines originated, has been affected in its cephalic morphology by

[1] *F. ornata* Gray 1832, habitant l'Inde et le Pakistan.
[2] *F. ornata* Gray, 1832, from India and West-Pakistan.

domestication, the individuals living in a feral state show no variation correlative to their new living conditions, and remain indistinguishable from their relatives living in domestic confinment. It should be emphasized, however, that the duration of the feral condition is generally unknown, and that it is very likely much too short—as compared with the duration of the processus of domestication—for genetically originated changes in the skeleton to appear.

Zusammenfassung

Die Schädel von 51, in verschiedenen Teilen der Welt gesammelten, verwilderter Hauskatzen wurden mit 217, aus der Stadt Genf, Schweiz, stammenden Katzen verglichen. Masse und Schädel-Index (Schauenberg, 1969) überdecken sich vollständig. *F. catus* ist eine Form, deren Bestimmung keine besondere Schwierigkeiten bereitet. Der konstant bleibende Index-Wert des Schädels spricht dafür, dass—sollten bei der wilden Stammart der Hauskatze, durch die Domestikation morphologische Veränderungen des Neurocraniums entstanden sein—bei den verwilderten Individuen doch keine, durch die Umwelt-bedingte Variationen auftreten. Die Dauer des verwilderten Zustandes ist bei diesen Katzen unbekannt; jedoch ist sie wahrscheinlich viel zu kurz—gegenüber die des Domestikations-Vorganges—um Veränderungen genetischen Ursprungs am Skelet zu ermöglichen.

BIBLIOGRAPHIE

Hünckinghaus, F. 1965. *Craniometrische Untersuchungen an verwilderten Hauskaninchen von den Kerguelen.* Z. f. Wiss. Zool. 171: 181-196.

Klatt, B. 1912. *Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation.* Sitz.-ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin (1912): 153-179.

Kratochvil, J. und Z. Kratochvil. 1970. *Die Unterscheidung von Individuen der Population Felis s. silvestris aus den Westkarpaten von Felis s. f. catus.* Zool. Listy, Praha, 19: 293-302.

Pocock, R. I. 1951. *Catalogue of the genus Felis.* British Museum (Natural History), London, 190 pp.

Schauenberg, P. 1969. *L'identification du Chat forestier d'Europe Felis s. silvestris Schreber 1777 par une méthode ostéométrique.* Rev. suisse Zool. 76: 433-441.

Stephan, H. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirns von Wild- und Haustieren. I. Studien am Schwein und Schaf.* Zool. Jahrb. Anat. 71: 487-586.

Tome 78, fasc. 1, nº 6: 217-225 — 1971 Juin

Notes taxonomiques et évolutives sur trois espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles provenant de Yougoslavie et de Roumanie

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

avec 4 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Cet article comprend la description de trois espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles de la collection Biospeologica, provenant de Yougoslavie et de Roumanie, et encore de nouvelles trouvailles de *Lepidocyrtus serbicus* Denis, 1933 et 1936.

M. Gisin (GISIN 1965: 519-523, figs. 1s, 2s, et 1967a: 393-394, fig. 1) avait considéré que *Lep. serbicus* était, comme *Lep. pallidus* et *Lep. pseudosinelloides*, proche de la racine des *Pseudosinella*. Or, je viens de découvrir les trois premières espèces, *Ps. problematica* n. sp., *Ps. racovitzai* n. sp. et *Ps. jeanneli* n. sp., qui doivent appartenir à la lignée généalogique dont l'espèce-mère est *Lep. serbicus*.

En effet, la formule chétotaxique de l'abd. II, ne comprenant pas la soie a, représente une singularité unique, ignorée chez toutes les autres espèces européennes connues de ce genre (voir fig. 1, et fig. 1 GISIN 1967a: 394). La présence de p sur l'abd. II corrélative avec la ciliature de R sur la base du labium est aussi rare chez les *Pseudosinella* [1], ainsi que l'absence de q_1 sur l'abd. II.

Ces détails, ainsi que la répartition des macrochètes dorsaux (voir fig. 1s, GISIN 1965: 520) et les soies accessoires de l'abd. IV (fig. 7d, GISIN 1964: 658), propres à *Lep. serbicus*, s'observent également chez les trois espèces mentionnées, et leur dérivation à partir de l'espèce de DENIS est encore appuyée par le fait que deux de ces espèces, *problematica* et *racovitzai*, proviennent des mêmes régions (Serbie et Roumanie) d'où *Lep. serbicus* a été décrit et retrouvé. L'échantillon correspondant à Biospeologica n° 1128, Pesterea dela Ponorici, Pui, Hunedoara, Roumanie, contenait même *Ps. racovitzai* n. sp. et *Lep. serbicus* ensemble.

Il paraît que *Ps. problematica* n. sp. est, de ces trois espèces, la plus primitive et la plus voisine de *Lep. serbicus*, dont elle ne s'écarte que par la réduction des yeux et du pigment. *Ps. racovitzai* n. sp. paraît plus évolué que *Ps. problematica* n. sp. par la position plus proximale de la dent impaire de la griffe, par la plus grande longueur des antennes et par la conformation de l'ergot tibiotarsal, qui est pointu. *Ps. jeanneli* n. sp., qui présente ces trois particularités de *Ps. racovitzai* n. sp., s'en éloigne par la chétotaxie de la base du labium, peut-être par le nombre des yeux, et par la structure de l'empodium; cet organe y est échancré dans la moitié distale de son bord interne, ce qui constitue probablement un caractère dérivé.

* * *

Je voudrais une fois encore remercier M. le Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Dr V. Aellen, et le Dr B. Hauser, conservateur au même Muséum, pour leur aimable accueil et toutes les facilités de publication accordées.

Que M. G. Dajoz veuille de même accepter mes meilleurs remerciements pour avoir bien voulu préparer si soigneusement les dessins pour le clichage.

Je rends également hommage à M. Gisin, qui aurait été heureux de trouver les espèces mentionnées.

Maria Manuela DA GAMA

[1] Cette corrélation est jusqu'à présent connue uniquement chez *Ps. theodoridesi* GISIN et GAMA, 1969, *Ps. intemerata* GISIN et GAMA, 1969, *Ps. superduodecima* GISIN et GAMA, 1970a et *Ps. subduodecima* GISIN et GAMA, 1970a.

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

1. **Pseudosinella problematica** n. sp.

Figs. 1, 2

Taxonomie et évolution :

Le nom *problematica* veut rappeler que, bien que nous n'ayons pu mettre en évidence que 6 + 6 yeux (A, B, C, D, E, F) chez cette espèce, même en employant

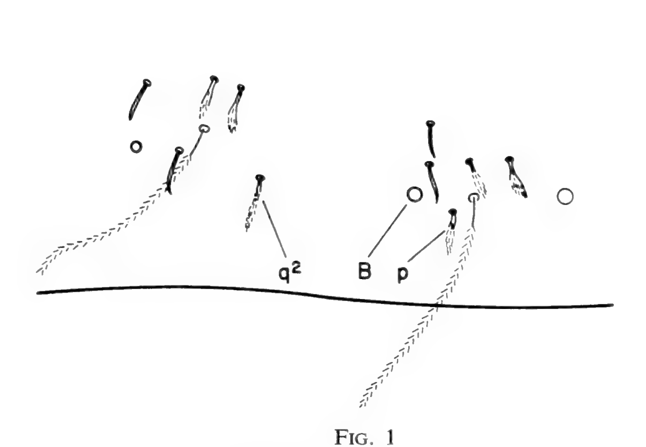


FIG. 1
Pseudosinella problematica n. sp.
Chétotaxie dorsale de l'abd. II, côté gauche.

le contraste interférentiel et l'immersion, nous admettons la possibilité de l'existence des yeux G et H, peut-être visibles au « scanning electron microscope ».

Et notre hypothèse est d'autant plus vraisemblable, que la nouvelle espèce ne semble se distinguer essentiellement de *Lep. serbicus* que par la réduction du nombre des yeux et du pigment.

Si notre examen est correct, *Ps. problematica* n. sp. est l'espèce la plus proche qu'on connaisse actuellement de *Lep. serbicus*, dont nous avons étudié de nom-

breux échantillons de Roumanie appartenant à la collection Biospeologica [1], en les comparant avec ceux cités in GISIN 1965: 522-523.

Tous les autres caractères soit adaptatifs soit non adaptatifs de *Lep. serbicus* se trouvent aussi chez la nouvelle espèce, même dans les détails les plus minutieux:

Ainsi, en ce qui concerne la chétotaxie, il faut remarquer la formule de l'abd. II (comparer la figure 1 avec la fig. 1 in GISIN 1967a: 394), le labium (fig. 2s in GISIN 1965: 521), les soies accessoires de l'abd. IV, qui sont également identiques chez *Lep. lanuginosus* (fig. 7d in GISIN 1964: 658) et la répartition des macrochètes dorsaux (fig. 1s in GISIN 1965: 520).

FIG. 2
Pseudosinella problematica n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 1,5-1,9 mm. Chez la plupart des spécimens, il n'y a du pigment que dans les yeux; toutefois, chez quelques autres, on observe encore des grains pigmentaires très faiblement et irrégulièrement disséminés sur le front et sur les portions basales des pattes et des antennes. Comme nous l'avons mentionné, il se peut que le nombre de 6 + 6 yeux soit douteux. Antennes/diagonale céphalique = 1,5-1,6. Organe antennaire III pourvu de deux sensilles cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/00/0101+2, dont la disposition est à peu près identique à celle de *Lep. serbicus* (GISIN 1965: 520, fig. 1s), et de *Ps. duodecimocellata* (GISIN et GAMA 1970a: 295, fig. 2). Chétotaxie de l'abd. II: p-B-q_2 (fig. 1); le poil p est bien développé, a fait défaut ainsi que q_1. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous

---

[1] Sura Ponorului, Rãchitel, Crisu, Cluj, 2 exemplaires, 20.VIII.1921 (Biospeologica n° 1070).

Pesterea depe plaiul Bãnitii, Bãile Herculane, Orsova, Severin, 15 exemplaires, 4.VII.1922 (Biospeologica n° 1121).

Pesterea mare dela Soroniste, Bãile Herculane, Orsova, Severin, une soixantaine d'exemplaires, 8.VII.1922 (Biospeologica n° 1122).

Pesterea dela Comarnic, Carasova, Recita, Caras, 18 exemplaires, 13.VII.1922 (Biospeologica n° 1126).

Pesterea dela Igrita, Pestera, Alesd, Bihor, 9 exemplaires, 4.V.1922 (Biospeologica n° 1089).

Pesterea dela Bãlnaca, Bãlnaca, Bratca, Bihor, 3 exemplaires, 13.VI.1924 (Biospeologica n° 1181).

Pesterea dela Rusesti, Bulzesti, Baia de Cris, Hunedoara, 1 exemplaire, 1.VII.1923 (Biospeologica n° 1145).

Pesterea dela Ponorici, Pui, Hunedoara, 1 exemplaire, 23.IV.1923 (Biospeologica n° 1128).

Pesteri din Cheia Turzii, Turda, Turda, 2 exemplaires, 2.VI.1924 (Biospeologica n° 1177).

Pesterea dela Curmãturã pleasei, Râmet, Aiud, Alba, 1 exemplaire, 22.VII.1924 (Biospeologica n° 1204).

Pesterea cu apã din Râmet, Râmet, Aiud, Alba, 7 exemplaires, 23.VII.1924 (Biospeologica n° 1208).

ces poils sont ciliés. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas une soie s; la soie accessoire extérieure e dépasse les autres en longueur, et le macrochète voisin est placé près de ces soies (voir GISIN 1964: 658, fig. 7d). La dent impaire de la griffe (fig. 2) est située à environ 63-65% de sa crête interne. La dent proximale antérieure est légèrement plus grande que la dent impaire, et un peu moins développée et plus distale que la proximale postérieure. Empodium avec une minuscule dent externe, qui n'est pas toujours visible (fig. 2). Ergot tibiotarsal non fortement spatulé (fig. 2). Les dents apicale et anteapicale du mucron ont à peu près la même taille.

Station :

Lazareva pećina, Zlot, Boljevac, Timok, Yougoslavie, 13 exemplaires, 9.VI.1923 (Biospeologica n° 1155).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

2. **Pseudosinella racovitzai** n. sp.

Fig. 3

Taxonomie et évolution :

Le caractère qui nous a d'abord rendus attentifs à la parenté de la nouvelle espèce avec *Lep. serbicus* a été la chétotaxie de l'abd. II: p présent, a et q_1 absents (voir fig. 1, et fig. 1 in GISIN 1967a: 394).

Mais tous les autres caractères non adaptatifs sont aussi absolument concordants chez ces deux espèces.

Quant aux caractères adaptatifs, *Ps. racovitzai* n. sp. se distingue de *Lep. serbicus*, non seulement par le nombre des yeux, mais encore par la position plus basale de la dent impaire de la griffe (chez *Lep. serbicus*, cette dent est située à environ 65% de la crête interne, tandis que chez la nouvelle espèce, elle est située à environ 55%), par la plus grande longueur des antennes (le rapport antennes/diagonale céphalique = 1,5 environ chez *Lep. serbicus*, contre 1,8-1,9 chez la nouvelle espèce), par la presque totale absence de pigment, et par la conformation de l'ergot tibiotarsal, qui est spatulé chez *Lep. serbicus* et pointu chez *Ps. racovitzai* n. sp. Tous ces caractères adaptatifs présentés par *Ps. racovitzai* n. sp. sont des caractères dérivés.

En ce qui concerne le nombre des yeux, il se peut que le « scanning electron microscope » nous aurait révélé l'existence d'un huitième œil H. Si cette cornée n'existe vraiment pas, *Ps. racovitzai* n. sp. est la seule espèce européenne connue à 7 + 7 yeux. En effet, chez toutes les autres espèces de l'Europe, qu'on connaît actuellement, le nombre maximal d'yeux est de 6 + 6, bien qu'il y ait quelque deux espèces exotiques avec 8 + 8 yeux.

Description :

Taille: 1,6-2,4 mm. Le pigment n'existe que dans les yeux, qui sont d'ailleurs faiblement colorés. L'examen au contraste interférentiel et à l'immersion révèle, dans la plupart des cas, la présence de 7 + 7 yeux, l'œil H étant celui qui manque; chez quelques autres spécimens, on n'arrive pas non plus à voir l'œil G. Antennes/diagonale céphalique = 1,8-1,9. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont en forme de bâtonnets cylindriques allongés. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/00/0101+2, dont la disposition est à peu près identique à celle de *Lep. serbicus* (GISIN 1965: 520, fig. 1s), et de *Ps. duodecimocellata* (GISIN et GAMA 1970a: 295, fig. 2). Chétotaxie de l'abd. II: p-B-q_2 (voir fig. 1); le poil p semble moins développé que chez *Lep. serbicus*, a et q_1 manquent. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous ces poils sont ciliés. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas une soie s; la soie accessoire extérieure e est plus longue que les autres et l'insertion du macrochète voisin est rapprochée de ces soies (voir fig. 7d, GISIN 1964: 658). La dent impaire de la griffe (fig. 3) est située à environ 55% de sa crête interne. La dent proximale postérieure est très légèrement plus développée et plus basale que la proximale antérieure, dont la taille est un peu plus grande que celle de la dent impaire. Empodium avec une minuscule dent externe (fig. 3), qui n'est pas toujours visible. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 3). Les dents apicale et anteapicale du mucron sont subégales, mais l'apicale tend à être un peu plus grande que l'anteapicale.

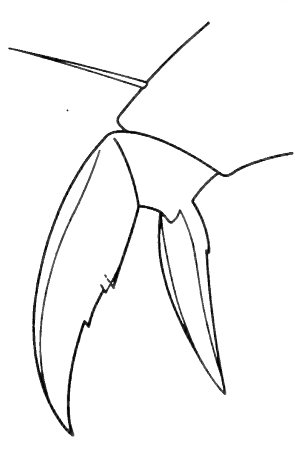


FIG. 3
Pseudosinella racovitzai n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Stations :

Pesterea dela Cioclovina, Luncani, Hateg, Hunedoara, Roumanie, 11 exemplaires, 24.IV.1923 (Biospeologica n° 1129 — station de l'holotype).

Pesterea dela Ponorici, Pui, Hunedoara, Roumanie, 2 exemplaires, 23.IV.1923 (Biospeologica n° 1128).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

3. **Pseudosinella jeanneli** n. sp.

Fig. 4

Taxonomie et évolution :

La nouvelle espèce semble être généalogiquement voisine de *Ps. problematica* n. sp. et de *Ps. racovitzai* n. sp., et doit aussi dériver de *Lep. serbicus.*

En effet, comme nous l'avons déjà dit à l'introduction, page 000, les caractères non adaptatifs fondamentaux sont absolument identiques chez ces quatre espèces: formule chétotaxique de l'abd. II (p présent, a et q_1 absents), soies accessoires dr l'abd. IV, les macrochètes dorsaux et la corrélation: présence de p sue l'abd. II-R cilié sur la base du labium. Seule la structure de quelques soies de la base du labium est différente chez *Ps. jeanneli* n. sp. ($M_1m_2Rel_1l_2$), dont l'évolution quantique paraît plus avancée que chez les autres espèces mentionnées par la conformation de l'empodium, qui est échancré dans la moitié distale de son bord interne.

D'une grotte de Yougoslavie, Denis (Denis 1933: 212 et 1936: 269-270) a décrit *Ps. joupani* à 5 + 5 yeux, et dont l'empodium est aussi faiblement échancré, et les dents proximales de la griffe sont également peu développées. Mais cette espèce s'éloigne de la nôtre par la position plus distale de la dent impaire de la griffe (⅔, contre 54%), par l'ergot titiotarsal spatulé (contre l'ergot pointu), par le rapport antennes/diagonale céphalique = 1,2 (contre 1,9) et peut-être par le nombre des yeux.

Malheureusement, le type de *Ps. joupani* ne se trouve plus dans la collection du professeur Denis, d'après ce que M[me] Hutasse nous a aimablement communiqué.

Description :

Taille: 2,2-2,4 mm. Pigment diffus sur tout le corps et portions proximales des appendices et concentré dans les yeux. Il ne nous a pas été possible de déterminer le nombre exact des yeux avec les moyens optiques dont nous disposions: 4 + 4, 5 + 5 ou 6 + 6? Antennes/diagonale céphalique = 1,9. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/00/0101+2, dont la disposition est à peu près identique à celle de *Ps. duodecimocellata* (Gisin et Gama 1970a: 295, fig. 2),



FIG. 4
Pseudosinella jeanneli n. sp.
Griffe III, face antérieure.

et de *Lep. serbicus* (GISIN 1965: 520, fig. 1s). Chétotaxie de l'abd. II: p-B-q_2; p est présent, a et q_1 font défaut (voir fig. 1). Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$; M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV absente; la soie accessoire e est un peu plus longue que les autres et l'insertion ud macrochète voisin est rapprochée de ces soies (voir fig. 7d, GISIN 1964: 658). La dent impaire de la griffe (fig. 4) est située à environ 54% de la crête interne. Les dents proximales antérieure et posté. rieure ont à peu près la même taille e- sont placées au même niveau. Elles sont un peu plus développées que la dent impaire. Empodium (fig. 4) faiblement échancré dans la moitié distale de son bord interne et présentant une petite dent externe. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 4)t Les dents apicale et anteapicale du mucron sont subégales.

Station :

Dreibrüder Höhle, Gottschee, Krain, Yougoslavie (publié in Biospeologica comme appartenant à l'Autriche), 3 exemplaires, 2.V.1914 (Biospeologica n° 778).

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Un paratype, en préparation, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et l'autre paratype, aussi en préparation, au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent trois espèces nouvelles de *Pseudosinella* provenant de grottes yougoslaves et roumaines, et considèrent également leur position phylogénétique. Ils mentionnent encore des nouvelles trouvailles de *Lepidocyrtus serbicus*, dont les trois espèces citées doivent dériver.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren beschreiben drei neue Arten von *Pseudsoinella* aus Höhlen Jugoslawiens und Rumäniens samt Betrachtungen über deren phylogenetische Stellung. Weitere Funde von *Lepidocyrtus serbicus*, von dem die drei Arten abstammen könnten, werden gemeldet.

SUMMARY

Three new species of *Pseudosinella* from Yugoslavian and Rumanian caves are described, and their phylogenetic position is considered too. New findings of *Lepidocyrtus serbicus* are also mentioned, from which it is surmised that the three species cited above could derive.

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

DENIS, J. R. 1933. *Collemboles récoltés par M. P. Remy en Yougoslavie et en Macédoine grecque (Note préliminaire)*. Bull. Soc. ent. France 38: 211-213.

— 1936. *Collemboles récoltés en Yougoslavie et en Macédoine grecque par M. Paul Remy en 1930*. Ann. Soc. ent. France 105: 263-277.

— 1941. *Catalogue des Entomobryens Siraeformes et Lépidocyrtiformes*. Bull. sci. Bourgogne 9: 41-118.

GISIN, H. 1964. *Collemboles d'Europe. VII*. Rev. suisse Zool. 71: 649-678.

— 1965. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus*. Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.

— 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 4: 1-12.

— 1967. *La systématique idéale*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 5: 111-128.

— 1967a. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne*. Eos 42: 393-396.

— 1967b. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés*. Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301:1-21.

GISIN, H. et M. M. DA GAMA, 1969. *Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse Zool. 76: 143-181.

— 1970. *Pseudosinella cavernicoles de France*. Rev. suisse Zool. 77: 161-188.

— 1970a. *Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse Zool. 77: 293-303.

JEANNEL, R. et E. G. RACOVITZA, 1918. *Enumération des grottes visitées 1913-1917 (sixième série)*. Biospeologica XXXIX. Arch. Zool. exp. gén. 57: 203-470.

— 1929. *Enumération des grottes visitées 1918-1927* (*septième série*). Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68: 293-608.

Tome 78, fasc. 1, n° 7: 227-230 — Juin 1971

Die *Corystidae* und *Atelecyclidae* des Naturhistorischen Museums Genf

(Crustacea, Decapoda)

von

Michael TÜRKAY

Frankfurt am Main

Die vorliegende Arbeit gibt eine Zusammenstellung der im Genfer Naturhistorischen Museum vorhandenen *Corystidae* und *Atelecyclidae*. Sie entstand im Zusammenhang mit der Revision des entsprechenden *Portunidae* und *Gecarcinidae*-Materials anlässlich eines Studienaufenthalts im vorgenannten Museum. Die Bearbeitung wurde besonders gefördert durch die tatkräftige Unterstützung von Dr. B. Hauser (Museum Genf.) Ihm sei mein herzlichster Dank ausgesprochen.

Im Text wurden folgende Abkürzungen verwandt: Car=Carapax, HL= Hinterleib, Mxp/3=dritter Maxilliped, P/1=erster Pereiopod, P/2-5=zweiter bis fünfter Pereiopod, VSR=Vorderseitenrand.

Die Masse geben der Reihe nach an: Carapax-Breite, Carapax-Länge, Carapax-Dicke, Stirnbreite. (Alle Masse in mm).

Familie *Corystidae* Dana 1852

Corystes cassivelaunus (Pennant 1777)

1777 *Cancer cassivelaunus* Pennant, Brit. Zool., (4a) 4: 9, T. 7 F. 13.

1968 *Corystes cassivelaunus*,—Zariquiey Alvarez, Invest. Pesq., 32: 340, Abb. 112e [Lit.]

Diagnose: Car langoval. Oberseite der Orbitae mit zwei Fissuren, Stirnrand zweizähnig. Zweites Glied der Antennae in der inneren Augenhöhlenspalte liegend, Geissel lang.

Locus typicus: Holyhead, Red-Wharf, Anglesey.

Masse: 22:27:14:4

Material: Concarneau (1 ♀ FUHRMANN), — Mittelmeer (3 ♂ ROUX), — Ohne Fundort (1 ♀).

Pseudocorystes sicarius (Poeppig 1836)

1836 *Corystes sicarius* Poeppig, Arch. für Naturgesch., 2 (1): 139.
1930 *Pseudocorystes sicarius*, — Rathbun, Bull. U.S. nation. Mus., 152: 12, T. 1 F. 1, 2, 3. [Lit.]

Diagnose: Car etwa so lang wie breit. VSR vor der Mitte mit zwei Zähnen. Dactyli der P/2-5 abgeplattet.

Locus typicus: Chili, Bucht von S. Vincent.

Masse: 52:59:28:6

Material: Chili (1 ♂ DE SAUSSURE).

Familie *Atelecyclidae* Ortmann 1893

Atelecyclus rotundatus (Olivi 1792)

1792 *Cancer rotundatus* Olivi, Zool. Adriat., 47, T. 2 F. 2.
1968 *Atelecyclus rotundatus*, — Zariquiey Alvarez, Invest. Pesq., 32: 342, Abb. ld, 112b. [Lit.]

Diagnose: Stirnrand dreizähnig. Car gefurcht, nicht breiter als lang. Zähne des VSR zugespitzt.

Locus typicus: Unbekannt

Masse: 33:33:19:4

Material: Roscoff, Morlaix, Taureau (1 ♀ BOURDON).

Atelecyclus undecimdentatus (Herbst 1790)

1790 *Cancer undecimdentatus* Herbst, Naturgesch. Krabben, Krebse, 1: 181, T. 10 F. 10.
1968 *Atelecyclus undecimdentatus*, — Zariquiey Alvarez, Invest. Pesq., 32: 342, Abb. 112d. [Lit.]

Diagnose: Stirnrand dreizähnig. Car gefurcht, deutlich breiter als lang. Zähne des VSR mehr gerundet.

Locus typicus: „Amerika"

Masse: 54:43:25:5

Material: Süd-Bretagne, Bucht Quiberon (1 ♀ BOURDON).

Telmessus cheiragonus (Tilesius 1812)

1812 *Cancer cheiragonus* Tilesius, Mém. Acad. Impér. Sci. St. Petersbourg, 5: 347, T. 7 F. 1.

1930 *Telmessus cheiragonus,* — Rathbun, Bull. U.S. nation. Mus., 152: 150, Abb. 21, 22. [Lit.]

Diagnose: Car breiter als lang. VSR mit sechs Zähnen, der vierte am längsten. Innere Orbitalecke spitz, von der vierzähnigen Stirn durch eine tiefe, V-förmige Fissur getrennt.

Locus typicus: Kamchatka, Awatscha.

Masse: 33:26:13:7

Material: Castries Bay Amur (2 ♂).

Peltarion spinulosum (White 1843)

1843 *Atelecyclus spinulosus* White, Ann. Mag. nat. Hist., (1) 12: 345.

1930 *Peltarion spinulosum,* — Rathbun, Bull. U.S. nation. Mus., 152: 160, T. 69 F. 1, 2. [Lit.]

Diagnose: Car etwa so breit wie lang, oberflächlich mit einzelnen deutlichen Granula. Loben des VSR granulär aufgelöst.

Locus typicus: Falkland-Inseln

Masse: 36:35:18:6

Material: Valparaiso (1 ♂).

Thia scutellata (Fabricius 1793)

1793 *Hippa scutellata* Fabricius, Entom. Syst. emend. Auct., 2: 474.

1968 *Thia scutellata,* — Zariquiey Alvarez, Invest. Pesq., 32: 343, Abb. 111 F. [Lit.]

Diagnose: Car glatt. VSR mit drei undeutlichen Kerben, von Haaren umsäumt, Stirn ganzrandig. P/2-5 lang behaart.

Locus typicus: Unbekannt

Masse: 15:13:8:4

Material: Italien, Napoli (3♂ DEMOLE).

ZUSAMMENFASSUNG

Aus den revidierten Familien befinden sich sieben Arten in der Sammlung des naturhistorischen Museums Genf:

Corystes cassivelaunus	3 ♂ 1 ♀	Tr., 1 ♀ Al.
Pseudocorystes sicarius	1 ♂	Tr.
Atelecyclus rotundatus	1 ♀	Al.
Atelecyclus undecimdentatus	1 ♀	Al.
Telmessus cheiragonus	2 ♂	Tr.
Peltarion spinulosum	1 ♂	Tr.
Thia scutellata	3 ♂	Tr.

Erklärung: Tr = DE SAUSSURE'sche Trockensammlung, Al. = Alkoholsammlung (rezent).

SCHRIFTEN

BENEDICT, J. 1892. *Corystoid Crabs of the Genera Telmessus and Erimacus.* Proc. U. S. nation. Mus., 15: 223-230, T. 25-27.

BOUVIER, E. L. 1940. *Décapodes marcheurs.* Faune de France, 37: 1-399, Abb. 1-222, T. 1-14.

FABRICIUS, J. C. 1793. *Entomologia systematica*, 2. Hafniae.

HERBST, J. F. W. 1790. *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse*, 1. Berlin-Stralsund.

OLIVI, G. 1792. *Zoologia Adriatica, ossia catalogo ragionato degli animali del golfo e delle lagune di Venezia.* Bassano.

PENNANT, T. 1777. *The British Zoology*, 4. London.

PESTA, O. 1918. *Die Decapodenfauna der Adria.* Leipzig & Wien.

POEPPIG, E. 1836. *Crustacea Chilensia nova aut minus nota descripit.* Arch. für Naturgesch., 2 (1): 139.

RATHBUN, M. J. 1930. *The Cancroid Crabs of America.* Bull. U.S. nation. Mus., 152: 1-609, T. 1-230, Abb. 1-85.

TILESIUS, G. 1812. *De Cancris camtschaticis, oniscis, entomostracis et cancellis marinis microscopicis nuctilucentibus.* Mém. Acad. Impér. Sci. St. Petersbourg, 5: 331-405, T. 5-8.

ZARIQUIEY ALVAREZ, R. 1968. *Crustaceos decapodos ibericos.* Invest. Pesq., 32: 1-510, Abb. 1-164.

Tome 78, fasc. 1, nº 8: 231-234 — Juin 1971

Beobachtung über das Paarungsverhalten des Gangesdelphins, *Platanista gangetica*

von

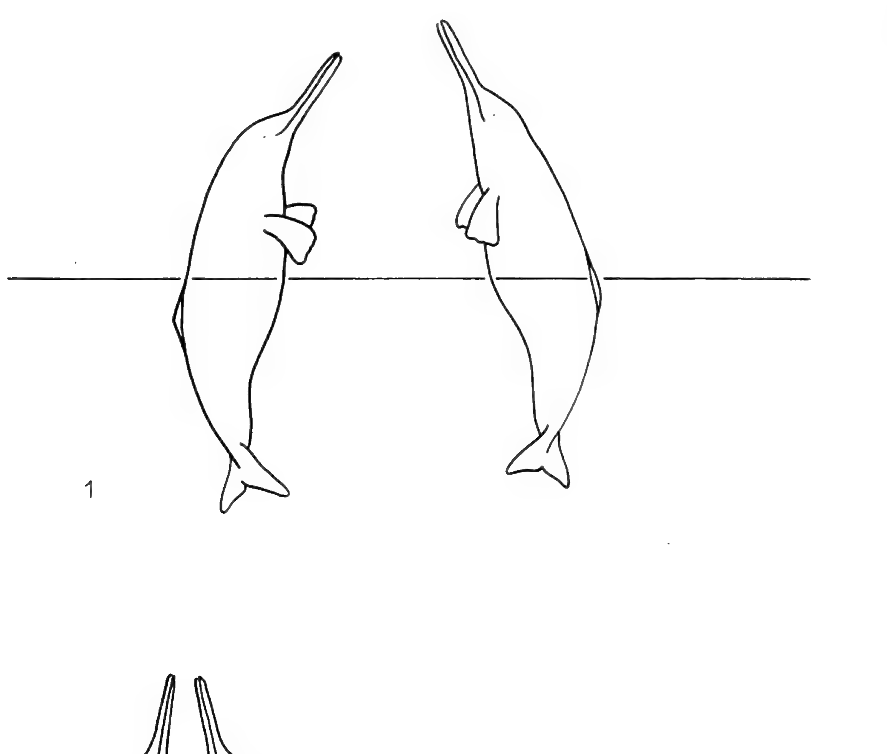
G. PILLERI
Hirnanatomisches Institut der Universität Bern
(Tierpsychologisches Laboratorium)

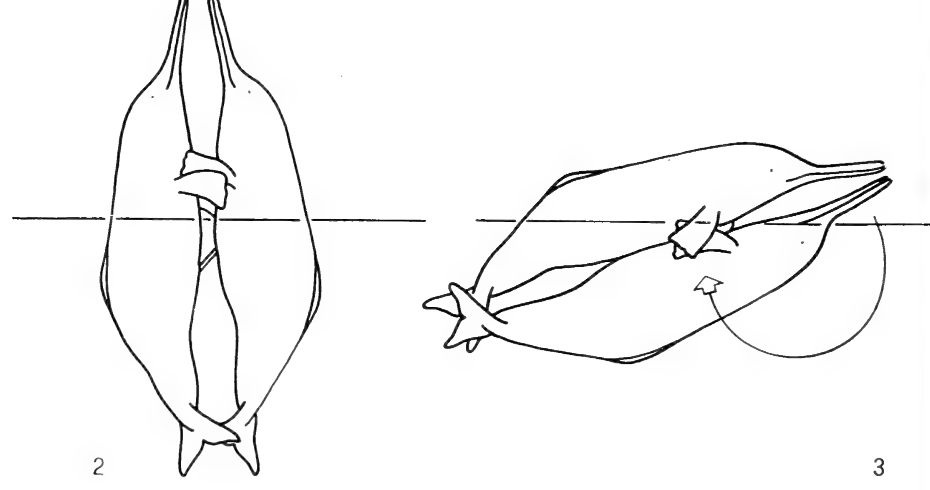
Mit 3 Abbildungen

Während das Balz- und Paarungsverhalten mariner Zahn- und Bartenwale bei einigen Arten in den Grundzügen bekannt sind (Tavolga and Essapian 1957, Sauer 1963, Caldwell, Caldwell and Rice 1966), wurde die Copula bei einem Flussdelphin noch nicht beobachtet. Von den Süsswasserdelphinen gelang es bisher auch nur den Amazonasdelphin (*Inia geoffrensis*) und den Indusdelphin (*Platanista indi*) in Gefangenschaft zu halten (Pilleri 1970a). Während zwei Expeditionen im Jahre 1967 und 1969 nach Westpakistan, Ostbengalen und Assam konnte ich verschiedene Aspekte des Verhaltens des Ganges- und Indusdelphins eigehend untersuchen. Aber wie bei den gefangenen Tieren bot sich keine Gelegenheit Balz- oder kopulatorische Bewegungen zu beobachten (Pilleri 1970b). Die beiden Expeditionen hatten in den Wintermonaten nach dem Monsoon stattgefunden und vier von mir in Assam gefangene Weibchen trugen alle je ein reifes Embryo. Nach Anderson (1878) soll *Platanista gangetica* im Jahr zwei Paarungssaisone haben. Während meiner zweiten Expedition hatte ich am Brahmaputra (Jorhat) einen Inder angetroffen, der eine Paarung bei *Platanista* beobachtet hatte. Auf die Zuverlässigkeit des Berichterstatters versicherte mich der Kollege Dr. W. Hadfield, Jorhat, dem ich auch die Begegnung mit dem Inder verdanke. Die Seltenheit einer sochen Beobachtung hat mich veranlasst, den kurzen Bericht zu veröffentlichen.

VERHALTENSBEOBACHTUNGEN

Die Beobachtungen erfolgten im Monat April, um etwa 15 h an einem schmalen Fluss, der in den Brahmaputra einmündet, nicht allzuweit vom Main River, an einer Stelle wo das Wasser eine Tiefe von 15 Fuss erreicht. Die Bewe-





gungen beider Tiere waren sehr charakteristisch und der ganze Ablauf war sehr vehement. In der ersten Phase tauchten beide Delphine in vertikaler Richtung aus dem Wasser, kamen miteinander Bauch gegen Bauch in Berührung indem sich die Brustflossen des einen Tieres mit denen des anderen verfingen (Abb. 1). Gute 2/3 bis 1/2 des Körpers ragte aus dem Wasser während der Schwanz sehr heftige Ruderbewegungen vollführte um den Körper vertikal zu stützen. In dieser Position verweilten die beiden Delphine einige Sekunden, Bauch gegen Bauch eng aneinander angeschmiegt (Abb. 2). Danach lies sich das Pärchen seitlich zurückfallen und führte rollende Bewegungen von rechts nach links um die Längsachse mehrmals durch, schräg im Wasser liegend mit dem Vorderteil des Körpers aus dem Wasser (Abb. 3). Das gemeinsame schnelle Rollen dauerte etwa drei Minuten, danach lösten sich die Tiere voneinander und schwammen davon.

Bemerkungen

Aus einem Vergleich mit Beobachtungen der Literatur geht hervor, dass beim Gangesdelphin der Paarungsablauf ganz anders erfolgt als z.B. bei *Tursiops truncatus*, der in dieser Beziehung am besten untersuchten Denticetenart (Tavolga and Essapian 1957). Das sich Aufbäumen ausserhalb des Wassers und das gemeinsame Rollen an der Wasseroberfläche fehlt beim bottle-nosed dolphin. Eine Paarung in vertikaler Körperstellung wurde bei manchen Mysticeten (Slijper 1958) und beim Pottwal (Caldwell, Caldwell and Rice 1966) beobachtet, allerdings ragten diese in keinem Fall mit dem Körper so hoch aus dem Wasser wie das bei *Platanista gangetica* der Fall wäre.

Es ist zu hoffen, dass weitere Beobachtungen gelingen, um den vorliegenden Einzelbefund zu bestätigen.

Zusammenfassung

Es wird eine Einzelbeobachtung mitgeteilt über das Paarungsverhalten von *Platanista gangetica*. Die Paarung fand in einem kleinen Nebenfluss des Brahmaputra River (Assam) bei 15 Fuss Wassertiefe in April statt. Das Pärchen schnellte Bauch gegen Bauch gerichtet vertikal aus dem Wasser, die Brustflossen ineinander verfangen empor. In dieser Position mit einer Hälfte des Körpers ausserhalb des Wassers verblieben die Tiere durch heftige Schwanzbewegungen einige Sekunden. Sie fielen danach ins Wasser zurück und rollten gemeinsam, etwas schräg zur Wasseroberfläche liegend für weitere drei Minuten. Das Rollen erfolgte um die Längsachse von rechts nach links.

Résumé

Une observation unique de la copulation de *Platanista gangetica* est décrite. L'observation a été faite en avril, dans un petit affluent du fleuve Brahmapoutra (Assam), dans une eau profonde de 15 pieds. Le couple se dressa à demi hors de l'eau, abdomen contre abdomen, avec les nageoires enlacées. Les individus se maintinrent en position verticale par de violents mouvements de queue. Ils retombèrent ensuite dans l'eau et se roulèrent ensemble sur leur axe, dans une position inclinée par rapport à la surface de l'eau, pendant trois minutes. Les révolutions axiales étaient effectuées de droite à gauche.

Summary

A single observation of the copulatory behaviour of *Platanista gangetica* is described. This observation was made in April in a small tributary of the Brahmaputra River (Assam) in a water depth of 15 ft. The pair rose out of the water with their bellies touching and flippers enlaced. They maintained the vertical position for several seconds by furious tail motion. They then fell back into the water and rolled over together lying in a position approximately diagonal to the water-line for a further two minutes. The rolls were executed from right to left round the longitudinal body axis.

LITERATUR

Anderson, J. 1878. *Anatomical and zoological researches: comprising an account of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two cetacean genera Platanista and Orcella.* B. Quaritch, London.

Caldwell, D. K., M. C. Caldwell and D. W. Rice. 1966. *Behavior of the sperm whale, Physeter catodon L. In: Whales, dolphins and porpoises.* Ed. by K. S. Norris, pp. 677-717. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Pilleri, G. 1970a. *Platanista gangetica, a dolphin that swims on its side.* Rev. suisse Zool. 77: 305-307.

— 1970b. *On the behaviour of Platanista gangetica in the Indus and Brahmaputra River. In: Investigations on Cetacea.* Ed. by G. Pilleri, Vol. II, pp. 27-60, Berne 1970.

Sauer, E. G. F. 1963. *Courtship and copulation of the Gray Whale in the Bering Sea at St. Lawrence Island, Alaska.* Psychol. Forsch. 27: 157-174.

Slijper, E. J. 1958. *Das Verhalten der Wale (Cetacea). In: Hdb. Zool. von Kükenthal.* Ed. Helmcke, Lengerken, Starck, Vol. 8/15, pp. 1-32. W. de Gruyter, Berlin.

Tavolga, M. and F. S. Essapian. 1957. *The behavior of the bottle-nosed dolphin (Tursiops truncatus): mating, pregnancy, parturition, and mother-infant behavior.* Zoologica 42: 11-31.

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17..50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30 —
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte — Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches — Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen — Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 1

Pages

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 78 Fascicule 2 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
OCTOBRE 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 2

Rédaction

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.— UNION POSTALE Fr. 160.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 235
Tome 78, fasc. 2, nº 9: 235-293 — Juin 1971

Zur Fortpflanzungsbiologie des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.)

von

Hans-Peter HÄFELI

Mit 7 fig. und 8 Taf.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Der Alpensalamander (*Salamandra atra* Laur.) ist bezüglich seiner Fortpflanzungsbiologie unter den europäischen Amphibien die interessanteste und zugleich die am wenigsten erforschte Art.

Seit den Publikationen von v. Schreibers (1819, 1833), Czermak (1843) und Schwalbe (1896) können die folgenden Befunde als gesichert gelten: *Salamandra atra* bringt — im Gegensatz zu *Salamandra salamandra* — nur zwei Junge pro Trächtigkeit zur Entwicklung, obwohl auch hier eine grössere Zahl von Eiern aus den Ovarien in die Ovidukte gelangt. Die beiden bevorzugten Eier (Embryonaleier nach Czermak), je eines pro Uterus, einer sackartigen Erweiterung des Oviduktes, entwickeln sich anfänglich innerhalb einer Gallerthülle. Nach dem Verlassen der Eihülle ernährt sich die Larve durch Auffressen der rahmigen Dottermasse, welche durch den Zerfall und das Zusammenfliessen der übrigen in den Uterus gelangten, hüllenlosen Eier (Embryotropheier nach Czermak) entstanden ist. Nachdem diese Masse vollständig aufgezehrt ist, bleibt das Junge noch bis zur Vollendung des Larvenlebens im Uterus und ernährt sich mittels der

Kiemen von der durch die Uteruswand ausgeschiedenen Flüssigkeit. Gegen das Ende der Trächtigkeit werden die Kiemen resorbiert; die beiden Jungen kommen als voll metamorphosierte, lungenatmende Erdsalamander zur Welt und messen bei der Geburt etwa 50 mm.

Um jeweils ausführliche Beschreibungen des Uterusinhaltes zu umgehen, wählen wir die SCHWALBE'schen Bezeichnungen, welche die verschiedenen Entwicklungsstadien der Embryonen charakterisieren:

- Entwicklungsstadium I: Der Embryo befindet sich noch innerhalb der Gallerthülle.
- Entwicklungsstadium II: Die Larve liegt frei innerhalb des aus den übrigen Eiern stammenden Dotterbreies.
- Entwicklungsstadium III: Der Uterus ist frei von Dotterbrei, d.h. das Dottermaterial wurde von der Larve vollständig aufgefressen.

Nach FREYTAG (1955) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von *S. atra* über die Alpen und die Hochgebirge der westlichen Balkanhalbinsel, wo er im allgemeinen in den Höhen von 700 m bis über 3000 m angetroffen wird.

Aus der bisherigen Literatur gehen in bezug auf die Fortpflanzungsbiologie folgende, zum Teil recht widersprüchliche Angaben hervor:

A *Das Paarungsverhalten*

v. SCHREIBERS (1833, S. 532, Fussnote) schildert die Paarung mit folgenden Worten: „Das Männchen umfasst nehmlich, gleich den Fröschen, das Weibchen vom Rücken mit den Vorderfüssen fast um die Brust, und das Weibchen schlägt (was bey den Fröschen nicht geschieht) seine Vorderfüsse über jene des Männchens von hinten nach vorn und so kriechen sie oder vielmehr schleppen sie sich gemeinschaftlich vom Lande, wo der Act stets begann, ins Wasser, wo sie oft Stunden lang verblieben, theils ruhend, theils schwimmend, ohne dass weiter etwas bemerkt werden konnte, als bisweilen eine schwache Trübung der ihre Körper nächst umgebenden Wassermasse."

CZERMAK (1843) nimmt an, dass die Befruchtung der Eier innerhalb des Muttertieres infolge einer vorangegangenen Begattung stattfinden müsse, wobei, da kein Begattungsglied vorhanden sei, die männliche Kloakenöffnung sich an die weibliche anschmiege und der männliche Same unmittelbar, ohne Vermittlung von Wasser, in den weiblichen Körper übertragen werde. Seine Angaben stützen sich aber lediglich auf Vermutungen.

v. SIEBOLD (1858) schliesst anhand des anatomischen Befundes der männlichen Kloake ebenfalls auf eine direkte Samenübertragung. „Diese von mir vermuthete Vereinigung der männlichen und weiblichen Kloakenspalte dürfte durch eine Art Umarmung der beiden sich begattenden Salamander-Individuen sehr erleichtert werden" (S. 470).

Bei JACOB (1899) finden wir die Beschreibung einer Landkopulation von *S. atra*: „... wie ich es oft bei Alpensalamandern fand, die sich tagelang verfolgten, umklammerten, von Felsen und Wurzeln ins Wasser rollten, wieder herauskletterten und von neuem

begannen, ehe es zur wirklichen Begattung kam, die aber, wenn ich richtig beobachtet habe und nicht die eigentliche Paarung mit den Präliminarien verwechsle, nicht im Wasser, sondern auf dem Lande stattfand und einen Amplexus Bauch an Bauch darstellte, nach deren Lösung die Tiere sich nicht mehr beachteten."

Kammerer (1907) stimmt mit der Ansicht Jacobs völlig überein, schreibt er doch, auf das genannte Zitat Bezug nehmend: „Landkopulationen hat Jacob bei *Sal. atra* festgestellt, aber das Ergebnis, da es anscheinend nicht oft genug kontrolliert werden konnte, nicht mit der Sicherheit ausgesprochen, die ihm nach meinen späteren Beobachtungen gebührt..." (S. 36). Kammerer beschreibt auch Wasserkopulationen: „Imr Wasser dagegen kommt es zu keiner so starken Näherung der Genitalöffnungen: hie werden die Spermatophoren nach Tritonart einfach auf den Boden gesetzt und von da aus seitens des Weibchens aktiv mittels der Cloake, welche tastend und sich weit öffnend über den Boden dahingleitet, aufgesaugt" (S. 34).

Hegener (1933) berichtet: „Auch den Begattungsakt konnte ich wiederholt erleben. Das Männchen umklammert, auf dem Rücken des Weibchens liegend, dieses mit den Vorderbeinen und reibt unermüdlich seinen Kopf an dessen Kopf. Ueber eine halbe Stunde habe ich das mit angesehen und bin weggegangen, ohne dass sich etwas geändert hätte. Eine Vereinigung der Geschlechtsteile habe ich nicht beobachtet."

Harms (1946) hatte den Umklammerungsakt mehrfach beobachtet und übereinstimmend mit den älteren Beschreibungen gefunden. „Bei der Begattung wird die Spermatophore des Männchens in die Kloake des Weibchens übertragen und gelangt in das von v. Siebold entdeckte Receptaculum seminis. Wie dieser Vorgang sich in den Einzelheiten abspielt, ist bisher noch unbekannt. Der Spermavorrat reicht sicher für mehrere Befruchtungen aus, denn man findet auch bei trächtigen Weibchen oft die Receptacula mit Spermien gefüllt" (S. 258).

B *Das Embryonalei und die Embryotropheier*

Nach v. Schreibers (1833) gelangen beim Alpensalamander „20 und mehr" Eier in jeden Uterus (S. 530). Er glaubt, dass die Eier „allesammt und gleichzeitig in den Eyergängen oder was mir wahrscheinlicher ist, schon in den Eyerstöcken befruchtet werden" (S. 531, Fussnote).

Nach Czermak (1843) gelangen 40 bis 48 Eier in jeden Uterus. Obwohl er für unwahrscheinlich hält, dass nur ein Ei befruchtet wird, komme doch dem Embryonalei eine bisher unbekannte Eigenschaft in Beziehung seiner feinsten Struktur zu, wodurch es sich vor allen anderen Eiern im Eierstocke charakterisiere (S. 11).

Nach v. Siebold (1858) gelangt von 50 bis 60 Eiern „jedesmal nur ein einziges und zwar immer das unterste Ei zur Entwicklung" (S. 469).

Nach Fatio (1872) empfängt jeder Uterus 10 bis 25 Eier, von denen sich je drei bis vier anfänglich entwickeln, später aber bis auf eines zugrunde gehen; die übrigen Eier bleiben unbefruchtet (S. 505).

Schwalbe (1896) ist zu der Anschauung gelangt, „dass alle (Original gesperrt gedruckt) in den Oviduct gelangenden Eier der *Salamandra atra* befruchtet werden und zwar im cranialen Ende des Oviduct, dass aber alle bis auf eines früher oder später in der Entwicklung zurückbleiben, um entweder frühzeitig zu zerfallen oder es noch zur Bildung kleiner Neben-Embryonen zu bringen" (S. 381).

Nach KAMMERER (1904) gelangt bei *S. atra* „eine annähernd eben so grosse Zahl von Eiern, wie bei Maculosa, aus den Eierstöcken in die Eileiter, woselbst sie alle befruchtet werden, aber nur ein einziges Ei auf jeder Seite entwickelt sich zum Embryo ...; alle übrigen Eier entwickeln sich nach den ersten Furchungsstadien nicht weiter, sondern fliessen zu einem Dotterbrei zusammen" (S. 167).

Nach HIRZEL (1909) kann die Zahl der in die Uteri gelangenden Eier „eine so verschiedene sein, so verschieden die Gesamtzahl der Eier in den Ovarien ist" (S. 28). Die Zahl der befruchteten Eier betrachtet er als „beschränkt". Dieser Zahl aber bestimmte Schranken zu setzen, wage er um so weniger, als ihm Beobachtungen über Sperma im Uterus fehlten.

WUNDERER (1910) nimmt „mit Berechtigung" an, „dass zumindest die zuerst in den Uterus gelangenden Eier, das spätere Embryonalei und einige Embryotropheier, ursprünglich einander vollkommen gleichwertig sind und sich ein Unterschied erst im Oviduct selbst dadurch ausbildet, dass im caudalen Abschnitte Vorkehrungen getroffen sind, die nur die Befruchtung eines Eies gestatten" (S. 55). Eine selbst nur teilweise Entwicklung der Embryotropheier stellt der Autor in Abrede.

WEBER (1922) fand bei der mikroskopischen Untersuchung der Eier aus einem Uterus alle Embryotropheier stark polysperm. „J'ai compté chez eux, non sans peine, de quatre vingt-dix-sept à plus de deux-cents noyaux spermatiques par œuf " (S. 328). Die Befruchtung der Eier vermutet er in der Leibeshöhle des Weibchens.

HARMS (1946) ist der Ansicht, dass „im Maximum 30 Eier" in jeden Uterus gelangen, (S. 258) von denen nur ein kleiner Teil befruchtet werde (S. 260).

Alle genannten Autoren sind sich darin einig, dass die Embryotropheier früher oder später zu Nahrungsdotter zerfallen, welcher von der Larve aufgefressen wird und ihr als Nahrung dient.

C *Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme und die Trächtigkeitsdauer*

Nach v. SCHREIBERS (1833) ist die Dauer der Trächtigkeit bei *S. atra* „ungleich länger und beinahe noch einmal so lang" (S. 531) als bei *S. salamandra*, welche „wie mir scheint mehrmals im Jahre, vom May bis September" gebiert. Es würde somit eine Trächtigkeitsperiode weniger als ein Jahr dauern.

CZERMAK (1843) kommt durch die Befunde bei der Eireifung in den Ovarien zu dem Schlusse, „dass jedes Salamanderweibchen jährlich wenigstens (Original gesperrt gedruckt) zwey Trachten zu vollenden im Stande sey, und dass die zweyte Tracht in vielen Fällen ohne neuerdings erfolgter Begattung vor sich gehen könne" (S. 8).

v. SIEBOLD (1858) kann die Angaben von CZERMAK über die Trächtigkeitsdauer anhand seiner eigenen Sektionsbefunde „vollkommen bestätigen" (S. 473).

FATIO (1872) kommt nach der Untersuchung einer grossen Zahl von Salamanderweibchen zu folgendem Schluss: „le développement, tout interne, de la jeune Salamandre noire dure normalement près de onze mois" (S. 503).

Nach v. CHAUVIN (1877) gebiert der Alpensalamander „im Laufe des Jahres, zur warmen Zeit mehrere Male, wahrscheinlich 2—3 Mal" (S. 327).

Nach WIEDERSHEIM (1890) erfolgt der Eintritt von Eiern in den Ovidukt „mehrmals vom Frühjahr bis tief in den Sommer hinein, eine Copulation aber findet nur einmal und zwar im Frühjahr statt" (S. 470).

SCHWALBE (1896) bezieht keine direkte Stellung zur Frage der Trächtigkeitsdauer, doch scheint er sich in dieser Frage an CZERMAK und v. SIEBOLD anzuschliessen. Er hält nämlich den von v. SIEBOLD bei *S. atra*, *S. maculosa* und Triton gemachten Befund über die von aktiven Spermien strotzenden Receptacula seminis für geeignet, die während eines Jahres wenigstens zweimal stattfindende Trächtigkeit des Alpensalamanders ohne neuerlich erfolgte Begattung zu erklären (S. 343).

KAMMERER (1904, S. 246) glaubt, dass *Salamandra atra* nur in der Montan- und unteren Alpinregion zweimal, in der höheren Alpin- und Schneeregion jedoch nur einmal gebären dürfte. Wie ihm „unter naturgemässen Bedingungen gefangen gehaltene Alpensalamander beweisen, vollendet das Weibchen zwei Trächtigkeitsperioden im Jahre.“

HIRZEL (1909) gelangt anhand von Sektionsbefunden zu folgendem Schluss: „Das Weibchen macht jährlich in der Regel zwei, im günstigsten Falle drei Trächtigkeitsperioden durch“ (S. 37).

WUNDERER (1910) steht im krassen Widerspruch zu den Angaben sämtlicher früheren Autoren, kommt er doch zu folgenden Resultaten: „Der Alpensalamander bringt in der Montanregion erst im 3. Jahre der Trächtigkeit seine Jungen zur Welt; er besitzt somit eine zweijährige Trächtigkeitsdauer“ (S. 38).

HARMS (1946) nimmt an, dass der Alpensalamander bei genügend langer Sommerzeit wohl regelmässig einmal im Jahr, in höheren Lagen aber meist nur alle 2 Jahre gebäre (S. 257). Dem Autor war die Arbeit von WUNDERER nicht bekannt.

Nach VILTER (1960) erstreckt sich die Trächtigkeit des Alpensalamanders mindestens über drei oder vier Jahre (S. 290).

In unmittelbarem Zusammenhang mit der Trächtigkeitsdauer steht die Frage nach der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme. Für jene Autoren, welche eine mehrmalige Trächtigkeit innerhalb eines Jahres annehmen, kann *S. atra* selbstverständlich nicht an eine bestimmte Zeit der Trächtigkeitsaufnahme gebunden sein; diese würde sich vielmehr zwangslos über die ganze wärmere Jahreszeit ausdehnen.

Eine zeitgebundene Trächtigkeitsaufnahme käme daher nur für jene Fälle in Frage, wo ein Weibchen jährlich nur eine Tracht vollendet oder die Trächtigkeitsdauer ein Jahr überschreitet.

FATIO (1872), der die Entwicklungsdauer auf nahezu elf Monate berechnet hat, schliesst aus dem verschiedenen Entwicklungsgrad der Embryonen bei verschiedenen Weibchen, dass auch der Entwicklungsbeginn zu verschiedenen Jahreszeiten stattfinden könne (S. 504).

KAMMERER (1904) nimmt für die *S. atra* in der höheren Alpin- und Schneeregion nur eine Fortpflanzungsperiode an, stellt aber eine zeitgebundene Trächtigkeitsaufnahme deutlich in Abrede. Schon allein daraus, dass das Vorkommen von geburtsreifen Embryonen im Uterus an keine bestimmte Jahreszeit gebunden sei, wäre der Schluss zu ziehen, dass für die einheimischen Erdsalamander keine bestimmte Fortpflanzungszeit existiere. „Bei *Salamandra atra* trifft dies auch vollkommen zu“ (S. 246).

Die gleiche Ansicht wird auch von HARMS (1946) vertreten: „*Salamandra atra* hat aber auch heute noch keine jahreszeitlich festgelegte Brutperiode“ (S. 266).

Einzig nach WUNDERER (1910) besitzt *S. atra* „eine beschränkte Fortpflanzungszeit, die sich bei einer Höhenlage von etwa 1000 m über den ganzen Juni ausdehnt; nach

dieser Zeit werden Weibchen in genannter Höhenlage in der Regel nicht mehr trächtig" (S. 37).

D *Anomalien der Fortpflanzung*

v. SCHREIBERS (1833) gibt an, dass gewöhnlich die beiden Jungen eines Weibchens im gleichen Entwicklungsgrad stünden, doch komme es nicht selten vor, dass das eine schon nahezu geburtsreif ist („pullus"), während das andere noch lange Kiemen besitzt („gyrinus") und von der Dottermasse eingehüllt ist. Diese Verschiedenheit werde „wohl höchst wahrscheinlich durch das spätere zufällige Absterben oder verhinderte Entwickeln des ursprünglich vorgereiften Eyes in den frühern Stadien der Evolution und durch das Eintreten eines andern minder vorgerückten an dessen Stelle, veranlasst" (S. 531).

CZERMAK (1843) hat unter der grossen Anzahl von Exemplaren weiblicher Salamander „nur ein einziges Mal zwei halb entwickelte Embryonen in dem rechten Uterus gefunden, wovon der eine sehr verkümmert und todt war" (S. 3, Fussnote). Ferner beobachtete er „doch wenigstens 10—12 mal", „dass, obwohl die Entwicklung der Embryonen der einen oder andern Seite sehr häufig verschieden ist, ... in einem Uterus ein beinahe vollkommen entwickelter Embryo enthalten war, während der andere einen kaum der Eihülle entschlüpften trug" (S. 9).

v. SIEBOLD (1858) war „einige Male" im einen oder andern Uterus „neben einem halberwachsenen ebenmässig gebildeten Fötus ein eigenthümlicher ovaler oder rundlicher grauer Körper aufgefallen, welcher in Grösse kaum ein reifes gelbes Ei dieses Erdmolches übertraf." Die Entstehung dieser missgestalteten Embryonen oder „Monstra" erklärt er sich dadurch, „dass in jenen Fruchthältern ein zweites Ei unvollständig befruchtet wurde" (S. 469).

Bei FATIO (1872) finden wir folgende Angabe: „... comme je l'ai souvent constaté, deux foetus grandissent simultanément et entièrement libres dans chaque matrice, jusqu'à une longueur totale de douze à seize millimètres environs. Puis, la nature ayant fait son choix, l'un des deux doit succomber, pour servir à son tour d'aliment au plus favorisé" (S. 505).

Nach SCHREIBER (1875, S. 74) kommt es „ausnahmsweise" vor, dass zwischen der Geburt der beiden Embryonen ein längerer oder kürzerer Zwischenraum verfliesst.

WIEDERSHEIM (1890) fand unter 38 trächtigen Weibchen in einem Falle 3, ineinem anderen Fall 4 Junge. Abgestorbenen Embryonen begegnete er zweimal (S. 471).

SCHWINK (1891) fand „mehr als zwei Embryonen in einem Muttertier öfters". Bei einem Weibchen lagen die Embryonaleier im kaudalen Bereich der Uteri, waren unentwickelt und „eigenartig verändert, indem zahlreiche Vacuolen unter der Dotterhaut auftraten." Als Ursache dieser Veränderungen vermutet der Autor die abnorme Lage der beiden Eier im Dotterbrei. Auch fand er eine beträchtliche Anzahl verkrüppelter, relativ weit entwickelter Embryonen. „Die meisten derselben lebten noch, als ich sie aus ihren Hüllen befreite, und sie machten energische Fluchtbewegungen, als ich einige von ihnen in die Konservierungsflüssigkeit brachte" (S. 298, Fussnote).

SCHWALBE (1896) beschreibt vier Anomalien: 1. Im linken Uterus normaler Befund mit einem „Hauptembryo" von 33 mm Länge, rechts in der mit Dotterbrei strotzend gefüllten Uterinanschwellung ein 9 mm langer, missgebildeter Embryo ohne äussere Kiemen. 2. In beiden Uteri neben einem normal ausgebildeten „Hauptembryo" ein missgestalteter „Nebenembryo". 3. Links ein nahezu reifer „Hauptembryo" rechts im

fadenziehenden Dotterbrei ein mit einer Hülle versehenes Ei, das bei makroskopischer Betrachtung keine Entwicklung erkennen liess. 4. Rechter Uterus leer, linker Uterus mit einem gelben Dotterpfropf von 4 mm Durchmesser (S. 354 und 357).

KAMMERER (1904) fand (Tabelle B, S. 245) bei der Sektion von Salamanderweibchen 3mal je 3 und einmal 4 Embryonen in den Uteri; ferner 2mal 1 und einmal 2 „Nebenembryonen" = „Abortivembryonen". Zudem verzeichnete er insgesamt 34 Frühgeburten; dabei wurde „24mal der normale, aus zwei Jungen bestehende Satz geworfen, 10mal jedoch wurden drei, 3mal sogar vier Junge geworfen" (S. 219). Aus den Angaben KAMMERERS lassen sich für diese frühgeborenen Alpensalamander Entwicklungszeiten von vier Monaten im Minimum und sieben Monaten im Maximum berechnen.

HIRZEL (1909) begegnete in den vier zur Untersuchung gelangten Serien von Alpensalamanderweibchen 5mal drei und 3mal vier normal ausgebildeten Jungen; ferner zeigte ein Weibchen im linken Uterus neben einem „Hauptembryo" einen „Abortivembryo", ein anderes Weibchen im rechten Uterus zwei „Hauptembryonen" und im linken Uterus neben einem „Hauptembryo" einen „Abortivembryo" (S. 16 und Tabelle S. 18/19).

WUNDERER (1910) gibt 9 Fälle mit mehr als zwei Embryonen an, wobei sechs Weibchen nur auf der einen Seite, drei beidseitig je zwei Embryonen aufwiesen. Unter den sechs ersten Fällen wurden viermal ausschliesslich normale Embryonen verzeichnet, einmal eine Missbildung neben einem normalen Embryo und einmal eine Doppelmissbildung. Unter den drei Fällen mit vier Embryonen zeigten zwei Weibchen normale Embryonen, während der dritte Fall drei verschieden grosse normale Embryonen des Stadiums III und eine Missbildung aufwies. Anomalien, bei denen die Embryonen entweder auf der einen oder auf beiden Seiten abgestorben waren oder in der Dottermasse sich nicht vorfanden, wurden in 17 Fällen einseitig und in drei Fällen doppelseitig beobachtet. Von ungleichzeitiger Geburt der Jungen eines Weibchens hat WUNDERER „gegen 20 Fälle notiert". Folgende Anomalien wurden ein einziges Mal beobachtet: 1. Der eine Uterus enthielt einen Embryo des Stadiums II, der andere einen Embryo des Stadiums I. 2. Ungleichzeitiges Heranreifen der beiden Ovarien. Das rechte Ovar zeigte reife Eier, der betreffende Uterus war leer; im linken Ovar waren die Eier als winzige, weissliche Pünktchen erkennbar, „der betreffende Uterus enthielt einen Embryo, dessen Entwicklung offenkundig im Vorjahre begonnen hatte." 3. Der eine Uterus enthielt nur trübe Flüssigkeit, der andere einen Embryo des Stadiums II; die Dottermasse dieses Uterus war im Vergleiche zu normalen Befunden nahezu verdoppelt. Beide Ovarien zeigten aber „im gleichen Masse die Spuren von stattgehabter Ovulation". Das Zustandekommen dieser Anomalie erfolgte dadurch, „dass der Eintritt der Eier in den einen Oviduct unterblieb." 4. Beide Uteri enthielten je einen Embryo des Stadium I. Obwohl aber „beide Ovarien Spuren von gleichmässig stattgehabter Ovulation erkennen liessen, fanden sich in einem Uterus nahezu dreimal soviel Embryotropheier (gegen 100) wie im anderen Uterus vor." Mitunter traf WUNDERER Anomalien der Ovarier in Form grösserer oder kleinerer zystöser Bildungen, von denen er aber „mangels einer mikroskopischen Untersuchung vorläufig nicht aussagen kann, ob die pathologische Veränderung vom Ovarialei oder dem Follikelepithel oder andernorts ausgegangen ist."

Bei den verschiedenen Autoren bestehen im Einzelnen grosse Unsicherheiten und widersprüchliche Angaben, insbesondere in bezug auf die folgenden Punkte: 1. Paarungsverhalten, 2. Zeitpunkt der Paarung, 3. Zeitpunkt der Ovulation,

4. Zahl der befruchteten und zur Entwicklung gelangenden Eier, 5. Ort der Befruchtung, 6. Dauer der Trächtigkeit, 7. Lage der Larven im Uterus, 8. Geburtsvorgang, 9. Ursachen der Entstehung von Anomalien der Fortpflanzung.

Die vorliegende Arbeit setzte sich das Ziel, das Paarungsverhalten von *S. atra* abzuklären und die intrauterine Entwicklung an Alpensalamanderpopulationen verschiedener Höhen über Meer systematisch zu untersuchen, um in den umstrittenen Punkten Klarheit zu schaffen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Wagner, möchte ich für seine wertvollen Anregungen und kritischen Bemerkungen, die mir in meiner Arbeit ausserordentlich behilflich waren, den aufrichtigsten Dank aussprechen. Bedanken möchte ich mich auch bei den Polizeidirektionen der Kantone Uri, Schwyz und Glarus, die mir in bereitwilliger Weise die Erlaubnis zum Fange von Alpensalamandern erteilt haben. Ein besonderer Dank gilt auch meinem früheren Biologielehrer an der Kantonsschule Winterthur, Herrn Dr. R. Bolliger, wusste er doch in mir die Freude und das Interesse an der Biologie zu fördern.

II. MATERIAL UND METHODE

Die für die vorliegende Untersuchung verwendeten Alpensalamander wurden von August 1966 bis August 1968 in den zentralschweizerischen Alpen an den folgenden Fundorten gesammelt: Urnerboden (1400 und 1700 m Höhe, Klausengebiet, Kanton Uri), Grosser Runs (1000 bis 1050 m Höhe, bei Einsiedeln, Kanton Schwyz) und Linthal (650 m Höhe, Kanton Glarus).

Die Tiere des Urnerbodens stammen aus dem Kirchhügel von Spitelrüti, welcher sich als Zeuge eines Felssturzes etwa 40 m steil über den Boden von Riedrüti erhebt. Das Hügelmaterial stammt aus den Liasfelsen unterhalb der Terrasse von Zingel und wird von einer Weidedecke überzogen, die dem Kammgras-Typus angehört. Die Bewässerung ist spärlich und erfolgt nur durch Regenfälle. Hier finden die Salamander in z.T. selbst gegrabenen Erdgängen und in dem unter der Humusschicht liegenden, locker gefügten Schottermaterial reichlich Unterschlupf.

Die Tiere aus 1700 m Höhe wurden im steilen, vorwiegend mit Pestwurz *(Petasites)* bewachsenen Schuttkegel am Fusse der Läcki-Wand, oberhalb des Wegleins zur Zingelalp, gesammelt. Auch hier ist die Bewässerung spärlich. Während sich die Alpensalamander nach ausgiebigen Regenfällen unter den an der Oberfläche liegenden Steinen aufhalten, verkriechen sie sich bei trockenem Wetter in die Tiefe des Schuttkegels und lassen sich nur sehr schwer finden.

Die Tiere aus dem Grosser Runs wurden im Fichten- und Mischwald links und rechts des Grossbaches in einer Höhe von 1000 m gesammelt. Die Lokalität

zeigt einen starken Kraut-, Moos- und Farnbewuchs und wird durch den Bergdruck dauernd mässig feucht gehalten.

Die Alpensalamander aus Linthal (650 m) stammen aus dem etwa 30 m breiten Eschengürtel, welcher sich vom Anfang der Klausenstrasse gegen den Bahnhof Linthal hinzieht. Der Boden ist vorwiegend mit Steinschutt bedeckt und zeigt krautigen Bewuchs. Die Bewässerung ist spärlich.

Im Sinne von Art. 24 der Vollziehungsverordnung zum Bundesgesetz über den Natur- und Heimatschutz vom 27. Dezember 1966 gelten auf dem ganzen Gebiet der Schweiz die Amphibien als geschützt. Es mussten daher bei den Polizeidirektionen der Kantone Uri, Schwyz und Glarus Bewilligungen für den Fang von Alpensalamandern eingeholt werden.

Obwohl die untersuchten Gebiete stark mit *S. atra* besiedelt sind, hatte ich nie Gelegenheit, Massenwanderungen zu beobachten, wie sie in der Literatur oft Erwähnung finden. Bei kalter Witterung, Wind oder Nebel zeigten sich die Alpensalamander nie im Freien und verharrten bei schönem, trockenem Wetter oft tagelang in ihren Schlupfwinkeln. Dieser Umstand erschwerte das Auffinden der Tiere trotz guter Ortskenntnis oft ganz erheblich und zwang mich nicht selten, stundenlang Steine zu wenden. Einzig während oder nach ausgiebigen warmen Regenfällen liessen sich die Alpensalamander — doch nur in den Nacht- und frühen Morgenstunden — recht zahlreich erblicken. Besonders schwierig und zeitraubend erwies sich die Abklärung des Paarungsverhaltens.

In 31 Serien wurden insgesamt 333 Weibchen gesammelt und seziert. Diese Zahl darf in bezug auf den Bestand an Salamandern in jenen Gebieten als gering betrachtet werden. Beim Sammeln wurde darauf geachtet, nach Möglichkeit aus allen vier Höhenlagen zu jeweils gleichen Beobachtungszeiten und über die ganze wärmere Jahreszeit verteilt Tiere zu erhalten, um die intrauterine Entwicklung direkt vergleichen zu können. Es wurden folgende Serien untersucht:

Serie	Fundort	gesammelt	getötet	Anzahl ♀
1	Klausen 1700 m	6.+ 7. 8.66	20. 9.66	15
2	Klausen 1400 m	12.—15. 8.66	8.10.66	10
3	Klausen 1700 m	21.—23.10.66	24.10.66	11
4	Klausen 1400 m	17.—19.10.66	15. 1.67	9
5	Klausen 1400 m	1. 6.67	2.+ 3. 6.67	10
6	Klausen 1700 m	14.+15. 6.67	20.+21. 6.67	15
7	Grosser Runs 1000 m	28.6.67	29.6.67	8
8	Grosser Runs 1000 m	15.7.67	16.7.67	10
9	Grosser Runs 1000 m	23.7.67	23.7.67	7
10	Grosser Runs 1000 m	25.8.67	25.8.67	6
11	Linthal 650 m	20.9.67	22.9.67	17
12	Klausen 1700 m	19.9.67	23.9.67	14

Serie	Fundort	gesammelt	getötet	Anzahl ♀
13	Klausen 1400 m	20.9.67	24.9.67	10
14	Grosser Runs 1000 m	9.5.68	11.5.68	10
15	Linthal 650 m	15.5.68	16.5.68	4
16	Klausen 1400 m	15.5.68	16.5.68	16
17	Grosser Runs 1000 m	21.5.68	21.5.68	11
18	Grosser Runs 1000 m	25.5.68	27.5.68	11
19	Klausen 1400 m	28.5.68	29.5.68	8
20	Linthal 650 m	28.5.68	29.5.68	6
21	Linthal 650 m	4.6.68	6.6.68	7
22	Klausen 1700 m	5.6.68	6.6.68	13
23	Klausen 1400 m	5.6.68	6.6.68	12
24	Grosser Runs 1000 m	18.6.68	18.6.68	8
25	Linthal 650 m	25.6.68	26.6.68	9
26	Klausen 1700 m	25.6.68	26.6.68	12
27	Klausen 1400 m	25.6.68	26.+27.6.68	15
28	Grosser Runs 1000 m	2.7.68	2.7.68	12
29	Linthal 650 m	7.8.68	9.8.68	13
30	Klausen 1700 m	7.8.68	9.8.68	13
31	Klausen 1400 m	7.8.68	10.8.68	11
			Total:	333 ♀

Um den Temperaturfaktor, welcher die Larvenentwicklung beeinflussen kann, auszuschliessen, wurden die Tiere möglichst kurz nach dem Sammeln getötet und seziert. Nur die Serien 1, 2 und 4 wurden längere Zeit im Freien in Terrarien gehalten.

Die Tiere wurden mit Chloroform getötet (drei- bis fünfminütiger Aufenthalt in Gefäss mit chloroformgetränktem Wattebausch). Diese Tötungsmethode übte auf die Larven keinen nachteiligen Einfluss aus, da die Uteri offenbar hermetisch gegen die Kloake abgeschlossen sind. Die Larven chloroformierter Weibchen, welche durch Sektion gewonnen werden, sind daher auch nach dem Tod des Muttertieres noch am Leben und lassen sich, so weit dies wünschenswert ist, zur Lebendbeobachtung im Wasser weiter verwenden. Die sezierten Muttertiere sowie deren Larven wurden zur weiteren Aufbewahrung in 70%igem Alkohol, Eier und frühe Larvenstadien in 10%igem Formalin konserviert.

Es sei an dieser Stelle noch vermerkt, dass das Aufbewahren getöteter Tiere zwecks späterer Sektion in 70%igem Alkohol nicht ratsam ist. Dies gilt vor allem für Weibchen mit Larven des SCHWALBE'schen Stadiums II, da der Dotterbrei in den Uteri unter dem Einfluss des Alkohols zu einer mehr oder weniger harten

Masse gerinnt. Es ist dann sehr schwierig, die äusserst zarten Kiemen der Larven aus dem Dotterpfropf freizulegen, ohne sie zu beschädigen.

Zur Herstellung von Schnittserien wurden Eileiter mit absteigenden Eiern und Embryotropheier aus Uteri mit Bouin fixiert und die Schnitte in Hämalaun-Eosin gefärbt. Die gleiche Färbemethode wurde auch für Ausstrichpräparate von Eiern verwendet.

Das Paarungsverhalten und die Sektionsbefunde wurden mit einer Pentax SV Spiegelreflexkamera bei Blitzlicht photographiert (Film: Ilford Pan F, 18 Din).

III. ERGEBNISSE

A. Das Paarungsverhalten

Das Paarungsspiel des Alpensalamanders ist in der wissenschaftlichen Literatur, soweit wir sie überblicken, bisher nirgends genau beschrieben.

In den Sommern 1967 und 1968 gelang es mir, im Urnerboden (1400 m) und im Grosser Runs bei Einsiedeln (1000 m) das Paarungsverhalten mehrmals im Freien zu beobachten und in seinen einzelnen Phasen zu photographieren. Es spielte sich in den beobachteten Fällen wie folgt ab:

1. *Die Verfolgung :*

Die sonst so trägen Männchen von *S. atra* zeigen zur Paarungszeit bei Regenwetter eine grosse Lebhaftigkeit, Sie verfolgen behende und mit grosser Ausdauer jeden sich bewegenden Salamander. Die Verfolgungsreaktion wird rein optisch, durch die Bewegung, ausgelöst. Das Weibchenschema ist offensichtlich sehr grob. Ein paarungsbereites Männchen reagiert auf Weibchen, Männchen und Jungtiere. Selbst an einer Schnur gezogene, dunkle Attrappen, wie z.B. Holzstücke und Tannzapfen, werden verfolgt. Die Verfolgung wird aufgegeben, sobald sich das verfolgte Objekt nicht mehr bewegt.

2. *Aufsteigen und Kopfreiben :*

Hat das Männchen ein Weibchen erreicht, steigt es von hinten oder von der Seite her auf dessen Rücken (Taf. I, fig. 1). Mit einem losen Griff der Vorderbeine — oftmals mit einem eigentlichen Klammergriff — umfasst es von oben her den Hals des Weibchens und beginnt dessen Kopfoberseite mit seiner Kehle zu reiben (Taf. I, fig. 2). Dabei führt der stark nach unten drückende Kopf des Männchens pendelnde Bewegungen aus. Die Kopfbewegungen sind so kraftvoll, dass das Männchen manchmal das Weibchen unter sich zurückschiebt und vornüber

gleitet, um aber bald wieder aufzusteigen. Das Kopfreiben kann sich bis zu einer halben Stunde und mehr hinziehen.

3. *Unterkriechen und Klammern:*

Nun steigt das Männchen vom Weibchen herunter und versucht, seinen Kopf seitlich unter den Rumpf des Weibchens zu schieben. Dies geschieht meist in der Bauch- oder Schultergürtelregion (Taf. II, fig. 1). Gelingt ein Vorstoss des Kopfes, so stemmt es diesen reflexartig in den Nacken, unter gleichzeitigem Aufrichten des Vorderkörpers (Taf. II, fig. 2). Dadurch wird das Weibchen vorne vom Boden abgehoben und ein Entkommen damit erschwert. Mit schlängelnden Bewegungen ist das Männchen bemüht, seinen Körper ganz unter den des Weibchens zu schieben. Durch pendelnde Kopfbewegungen und mehrmaligen Nackenschub wird nun das Weibchen so weit nach hinten gedrückt, dass seine Kehle über den Kopf des Männchens zu liegen kommt. Ist dies der Fall, so reibt das Männchen, mit dem erhobenen Kopf ruckartig pendelnd, von unten her die Kehle des Weibchens. Alsdann umfasst es mit weit ausholenden Bewegungen der Vorderbeine von hinten her die Oberarme des Weibchens und beginnt diese zu klammern. Beim Klammergriff (Taf. III, fig. 1) schauen die Oberarme des Männchens nach hinten oben, die Unterarme mehr oder weniger waagrecht nach vorne, die Hände nach hinten unten. In der Beuge zwischen Ober- und Unterarm sind die Oberarme des Weibchens festgeklemmt, und es bedarf einiger Anstrengung, wenn sich ein nicht paarungsbereites Weibchen befreien will. In dieser Lage stehen die Vorderbeine des Weibchens auf dem Boden; die Hinterbeine berühren ihn mit den Zehen. Fluchtversuche eines sich sträubenden Weibchens beantwortet das Männchen mit einem kräftigen Nackenschub und gleichzeitigem leichtem Aufrichten des Vorderkörpers, so dass die Vorderbeine des Weibchens buchstäblich den Boden unter den Füssen verlieren. Damit ist dem Weibchen jede Möglichkeit der Fortbewegung genommen. Versucht es sich aber dennoch, z.B. durch windende Körperbewegungen, aus der Umklammerung zu lösen, so geht das Männchen so lange mit ihm auf dem Rücken herum, bis es seine Fluchtversuche eingestellt hat. Gleichzeitig reibt das Männchen mit zunehmender Intensität von unten her die Kehle des Weibchens (Taf. III, fig. 2). Bei der gemeinsamen Fortbewegung liefern die Hinterbeine des Männchens die Hauptkraft. Vorne werden die beiden Körper durch die Vorderbeine des Weibchens abgestützt. Diese werden aber durch die sie umklammernden Männchenbeine geführt.

4. *Schwanzwurzelreiben und Absetzen des Spermatophors:*

Hat sich das Weibchen beruhigt, so presst das Männchen seine Schwanzwurzel von unten gegen dessen Kloake und reibt sie mit weit ausholenden horizontalen Schwanzbewegungen (Taf. IV, fig. 1). Während des Kloakenreibens

treten die Kloakenwülste des Männchens stärker hervor und beginnen zu klaffen. In kurzen Abständen setzt dazwischen immer wieder das Kehlreiben ein. Nun presst das Männchen seine Kloake gegen den Boden und setzt einen Spermatophor ab (Taf. IV, fig. 2). Unmittelbar darauf hebt es sich durch leichtes Anstemmen der Hinterbeine vom Boden ab und biegt seinen Hinterleib ruckartig auf die rechte oder linke Seite. Die Umklammerung wird beibehalten. In dieser Stellung schliessen die Hinterleiber der beiden Tiere einen spitzen bis rechten Winkel ein (Taf. V, fig. 1).

5. *Aufnahme des Spermatophors durch das Weibchen:*

Da nun der Hinterleib des Weibchens nicht mehr durch das Männchen unterlagert wird, fällt er nach unten, wobei die weibliche Kloake im Idealfall direkt auf den abgesetzten Spermatophor zu liegen kommt. Das Samenpaket wird unverzüglich von den weit gespreizten Kloakenlippen umfasst und aufgenommen.

In einem Fall beobachtete ich, dass das Männchen das etwas kleinere Weibchen durch Nackenschub leicht nach hinten drückte, so dass dessen Kloake wiederum den Spermatophor traf. Kommt der Spermatophor seitlich von der Kloake des Weibchens zu liegen, so sucht dieses, mit dem Schwanz hin und her pendelnd, einen gewissen Breitenbereich ab, bis es den Spermatophor berührt, worauf es ihn sofort mit den Kloakenlippen aufnimmt. Diese Pendelbewegungen und die Aufnahme des Spermatophors stellen den einzigen aktiven Anteil des Weibchens an der Paarung dar. Sonst verhält es sich während des ganzen Paarungsablaufes — abgesehen von Fluchtversuchen — völlig passiv.

In dieser Stellung verharren die beiden Tiere noch einige Zeit, bis das Männchen den Klammergriff löst. Dann trennen sich die Partner.

* * *

Der Spermatophor:

Der Spermatophor (Taf. V, fig. 2) stellt einen seitlich stark zusammengedrückten, 4 bis 5 mm hohen, glasklaren Gallertkegel mit komplizierter Oberflächenstruktur dar. Er entspricht einem Ausguss des männlichen Kloakenraumes. An der Spitze des Kegels sitzt als schwanzförmiger Anhang die leicht gelblich erscheinende Spermamasse. Die lang-ovale Fussplatte misst etwa 2 auf 5 mm.

In einem Fall setzte das Männchen hintereinander 3 Spermatophore ab, je in einem Abstand von etwa 10 Minuten. Das Weibchen nahm den ersten Spermatophor vollständig in den Kloakenraum auf, vom zweiten und dritten hingegen nur die Spermamasse.

Aus dieser Beobachtung lässt sich schliessen, dass der Spermatophor erst im Verlauf des Kloakenreibens gebildet wird. Diese Annahme wird durch die Sektion bestätigt. Zwei miteinander balzende Männchen sowie ein Männchen,

das eben bei einem Weibchen untergekrochen war und klammerte, zeigten bei der Eröffnung noch keinen Spermatophor, sondern lediglich mit Spermien angefüllte Samenleiter. Der Austritt der Spermien in den Kloakenraum und die Bildung des gallertigen Samenträgers erfolgen somit offenbar erst gegen Ende der Paarung.

Variabilität im Paarungsverhalten:

Bei allen beobachteten Paarungsspielen konnte ich, mit Ausnahme jenes Männchens, das 3 Spermatophoren absetzte, keine nennenswerten Unterschiede im Verhalten feststellen. Dagegen war die Dauer des gesamten Paarungsablaufes sehr verschieden. Sie richtete sich in erster Linie nach der Paarungsbereitschaft des Weibchens. In einem Fall trennten sich die beiden Partner schon nach einer Stunde, während die Paarung in einem anderen Fall erst nach vier Stunden zum Abschluss kam. Die durchschnittliche Dauer einer Paarung betrug 1½—2 Stunden, wobei Aufsteigen, Kopfreiben und Unterkriechen am meisten Zeit in Anspruch nahmen.

Vergleich mit der Paarung des Feuersalamanders:

Das Paarungsverhalten des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.) zeigt weitgehende Uebereinstimmung mit der von Himstedt (1965) beschriebenen Paarung des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra* L.). Abweichungen bestehen darin, dass der Feuersalamander offenbar die Phase 2 (Aufsteigen und Kopfreiben) nicht kennt und mit dem Kehlreiben erst nach Ablage des Spermatophors einsetzt.

Stellungnahme zu Literaturangaben:

Nachdem wir das Paarungsverhalten von *S. atra* eingehend studiert haben, ist es uns möglich, zu den sich teilweise widersprechenden Literaturangaben (vergl. S. 237-238) Stellung zu nehmen und diese zum Teil zu widerlegen.

v. Schreibers (1833) verwechselte offensichtlich bei seinen Beobachtungen die Geschlechter: er hielt das obere Tier bei der eigentlichen Begattungsphase für das Männchen. Dass die Tiere in den von ihm beobachteten Fällen das Wasser aufsuchten, ist wohl nur dadurch begründet, dass seine Beobachtungen in einem engen Aquaterrarium ausgeführt wurden, wobei die Tiere zufällig ins Wasser gerieten. Dies mag auch in der Natur gelegentlich vorkommen, ist aber für das Gelingen der Paarung nicht notwendig. Nach meinen Beobachtungen sind die Tiere in ihrem ganzen Verhalten eher wasserscheu.

Die Angaben von Czermak (1843) und v. Siebold (1857), welche aufgrund der Anatomie der männlichen Kloake auf eine direkte Spermaübertragung schliessen, sind rein spekulativ und treffen nicht zu.

Ebensowenig stimmen die Ausführungen von JACOB (1899) und KAMMERER (1907), wonach die Paarung des Alpensalamanders einen Amplexus Bauch an Bauch darstelle. Allerdings begegnete auch ich öfters Tieren, die sich Bauch an Bauch umklammert hielten. Dabei handelte es sich aber immer um zwei Männchen. Bei dem oben beschriebenen starken und wahllosen Verfolgungs- und Umklammerungstrieb der Männchen und unter Berücksichtigung der Tatsache, dass die Männchen weit lauffreudiger sind als die Weibchen, muss es relativ häufig zu solchen Männchenpaarungen kommen. Diese „homosexuellen Paarungen", welche sich oft über Stunden hinziehen, gingen in keinem der zahlreichen Fälle über die Phase des Kopfreibens hinaus. Der untere Partner war nie gewillt, den passiven Teil eines Weibchens zu übernehmen, sondern suchte sich stets aus der Umklammerung des über ihm liegenden Männchens zu lösen, um selbst nach oben zu steigen. Bei solchen Befreiungsversuchen kam es nun oft vor, dass sich das untere Männchen im Klammergriff des oberen Männchens um die eigene Achse drehte, mit seinem Bauch gegen dessen Bauch zu liegen kam und seinerseits klammerte. Bei den von JACOB und KAMMERER beobachteten Bauch an Bauch-Lagen handelte es sich also nicht um den Akt der Spermaübertragung, sondern um rein zufällige, sich oft wiederholende Lagen im wilden Balzspiel zweier Männchen.

Aus der Schilderung von HEGENER (1933) geht hervor, dass er nicht den ganzen Begattungsakt, sondern nur einen Teil der Paarung, das Kopfreiben, beobachtet hat.

Eine Stellungnahme zu den Angaben von HARMS (1946), welcher die Paarung „übereinstimmend mit den älteren Beschreibungen" gefunden hatte, erübrigt sich. Dagegen möchte ich noch auf die Meinung eintreten, wonach der Spermavorrat für mehrere Befruchtungen ausreiche, da auch bei trächtigen Weibchen oft die Receptacula seminis mit Spermien gefüllt seien. Dieser Aussage liegen zwei falsche Annahmen zugrunde, nämlich, dass *S. atra* 1 bis 2 Trächtigkeiten im Jahre vollende, was nicht zutrifft, und dass die Weibchen nur einmal, im Frühjahr, begattet würden. Zu der letzten Ansicht wurde HARMS wohl durch die Arbeiten von v. SIEBOLD (1858) und WIEDERSHEIM (1890) verleitet, da sich beide Autoren für eine einmalige Paarung aussprechen.

Meine Beobachtungen haben demgegenüber ergeben, dass sich die Paarungszeit in den Höhenlagen von 1000 bis 1700 m von anfangs Juni bis Mitte August erstreckt, wobei Weibchen aller Trächtigkeitsphasen, auch hochträchtige Weibchen, an der Paarung teilnehmen können. Daraus geht hervor, dass ein Weibchen nicht nur einmal begattet wird. Unter Berücksichtigung der ausgedehnten Paarungszeit und unter Vergegenwärtigung des ungestümen Paarungsverhaltens brünstiger Männchen, das sehr oft einer Vergewaltigung gleichkommt, ist anzunehmen, dass ein Weibchen mehrmals im Jahr begattet wird. Das Vorhandensein von Spermien in den Receptacula seminis trächtiger Weibchen kann

daher auch nicht als Kriterium für die Dauer ihrer Haltbarkeit angesehen werden. Diese Frage kann nur an isoliert gehaltenen Weibchen abgeklärt werden. So weit meine diesbezüglichen Beobachtungen reichen, bleiben die Spermien in den Receptacula seminis mindestens ein Jahr haltbar. Diese Beobachtung bezieht sich allerdings nur auf 5 Weibchen, welche nach der Paarung im Freiland (im Juli) in Terrarienabteilen isoliert gehalten und im Freien überwintert wurden. Bei zwei Weibchen waren im August des folgenden Jahres noch alle Spermien beweglich, zwei enthielten neben vorwiegend toten Spermien wenig lebende, ein Weibchen nur noch tote Spermien. Es ist denkbar, dass die lange Lebensfähigkeit der Spermien durch die ausgedehnte Winterpause, während welcher der Stoffwechsel auf ein Minimum gedrosselt wird, begünstigt ist.

Freilandbeobachtungen haben mir gezeigt, dass die Spermien die Winterpause gut überstehen und zur Zeit der Schneeschmelze, noch vor Beginn der neuen Paarungszeit, noch voll lebensfähig sind. Ich kann mir gut vorstellen, dass die Eier eines Teiles der Weibchen, welche zeitig im Frühjahr trächtig werden, von Spermien besamt werden, welche im Vorjahr aufgenommen wurden.

B. Das Embryonalei und die Embryotropheier

1. *Die Eizahl*

Die Zahl der in die Uteri eintretenden Eier wird in der Literatur sehr verschieden angegeben. In der Tat lassen sich von Weibchen zu Weibchen grosse Schwankungen feststellen. Die niedrigste von mir beobachtete Eizahl in einem Uterus betrug 28, die höchste 104. Die Streuung (mittlere qnadratische Abweichung) betrug $\pm 15{,}2$. Der Mittelwert liegt bei $57{,}0 \pm 3{,}7$ (Vertrauensintervall 95%) (Vergl. auch fig. 1).

In den beiden Uteri des gleichen Weibchens variert die Eizahl jedoch nur wenig. Der durchschnittliche Unterschied lag bei acht Eiern. Nur in einem einzigen Falle zeigte sich ein krasses Missverhältnis von 56 und 28 Eiern (= Minimum s. oben).

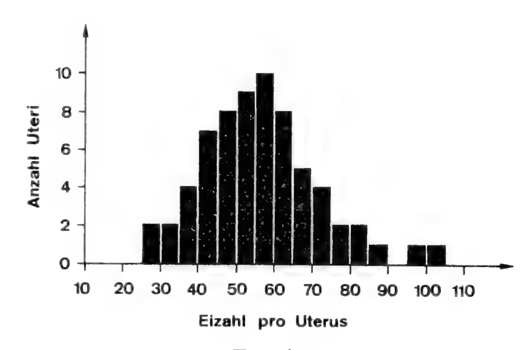


Fig. 1.
Graphische Darstellung der Eizahlen aus 66 Uteri von *Salamandra atra* Laur.

Ein Vergleich des Uterusinhaltes verschiedener Weibchen zeigt, dass die Eizahl im allgemeinen nicht repräsentativ ist für das Gesamtvolumen des Dotter-

materials, zumal auch die Eidurchmesser grossen Schwankungen unterliegen. Neben grossen Eiern mit einem Durchmesser bis zu 3 mm gelangen auch kleinste, nur 1 mm messende Eier in die Uteri. Junge Weibchen besitzen in der Regel gleichmässiger gereifte, grosse Eier in geringerer Zahl, ältere Weibchen dagegen sehr unterschiedliche Eidurchmesser bei grosser Eizahl.

Die Angaben von v. SCHREIBERS (1833) und KAMMERER (1904), wonach beim Alpensalamander eben so viele Eier (20—30) auf einmal in jeden Uterus gelangen sollen wie beim Feuersalamander, sind nicht zutreffend. Auch die von FATIO (1872) angegebene Eizahl (10—25 pro Uterus) und die von HARMS (1946) (im Maximum 30 Eier) sind unbedingt zu niedrig.

2. *Ovulation und Eiabstieg*

In bezug auf die Ablösung der Eier und ihren Eintritt in die Eileiter beobachtete ich als jüngsten Zustand in jedem Eileiter ein Embryonalei, das bereits durch eine dicke kompakte Gallerthülle gekennzeichnet war und unmittelbar vor dem Eintritt in den dickwandigen, spindelförmigen Uterus stand. Kranialwärts, in einem Abstand von etwa 1 cm, waren die Eileiter mit zahlreichen hüllenlosen Eiern dicht vollgepfropft. Ein Teil der Eier fand sich frei in der Leibeshöhle, wenige sassen noch in den Ovarien fest.

Als nächst ältere Phase fand ich das noch ungefurchte Embryonalei im kaudalen Abschnitt des Uterus und diesen sowie den ganzen Eileiter mit reihenweise gestellten, nackten Eiern angefüllt. Die Ovarien hatten zu diesem Zeitpunkt alle Eier ausgestossen; wenige davon lagen noch frei in der Leibeshöhle.

In der nächsten Phase beginnt sich der Uterus dadurch auszuweiten, dass die Embryotropheier in diesen eintreten und zu mehreren nebeneinander zu liegen kommen. Ein voll ausgeweiteter Uterus zeigt die bekannte Gestalt des birnförmigen Eisackes, welcher im kranialen, abgerundeten Teil sich deutlich vom Eileiter abschnürt; das kaudale Ende ist leicht zugespitzt und umschliesst das Embryonalei.

WUNDERER (1910) fand in einem Fall je ein Embryonal- und Embryotrophei im kaudalen Abschnitt des Oviduktes, während die übrigen Eier zum geringen Teil in der Bauchhöhle lagen, grösstenteils aber noch in den Ovarien festsassen. Die Ablösung der Eier fand er manchmal noch nicht abgeschlossen, wenn das Embryonalei bereits die erste Furchungsteilung vollendet hatte und beobachtete zur Zeit der Vierteilung noch Eier in der Bauchhöhle. Diese Tatsachen legten ihm die Vermutung nahe, „dass die Ablösung der Ovarialeier und deren Eintritt in den Oviduct etappenweise erfolgt, wie es bei gewissen Salamandrinen, z.B. Triton, der Fall ist“ (S. 52), andererseits veranlassten sie ihn zu der Behauptung, dass ganz junge Furchungsstadien nie in einem schon ausgebildeten Uterus angetroffen würden (S. 72). Ich kann jedoch diese Befunde nicht bestätigen;

jedenfalls entsprechen die geschilderten Verhältnisse nicht dem Normalfall. In der Annahme einer etappenweisen Ovulation unterscheidet WUNDERER zwischen dem „ersten Gelege" und den „übrigen Gelegen", die im Gegensatz zu Triton „vielleicht bei *Salamandra atra* ohne merkliche Zwischenpausen erfolgen". Dabei sei an die Möglichkeit zu denken, „dass die Eier der späteren Gelege sich von jenen des ersten Geleges dadurch, wenigstens zum Teil, unterscheiden könnten, dass diese infolge einer beschleunigten Ablösung ihre volle Reife nicht erlangt hätten."

Ich habe schon erwähnt, dass die Ovarien Eier von sehr unterschiedlicher Grösse ausstossen. Es ist sicher berechtigt, die Eigrösse direkt mit dem Reifegrad in Beziehung zu setzen. Wenn ich nun WUNDERER richtig verstehe, müsste das „erste Gelege" nur aus voll ausgereiften, grossen Eiern bestehen und als besondere Gruppe in die Eileiter und Uteri eintreten, die weniger entwickelten im Ovar zurücklassend. WUNDERER selbst gibt jedoch bei der Schilderung der frühesten Ovulationsvorgänge keine Auskunft über die Eier, die „zum geringen Teil in der Bauchhöhle liegen", also der Eier des ersten Geleges. Aus meinen eigenen Sektionsbefunden ging hervor, dass unter den ersten Eiern, welche die Ovarien verlassen, sich auch sehr kleine, also unreife Eier vorfinden. Demnach ergibt sich auch nicht ein „teilweiser Unterschied" zwischen dem ersten Gelege und den übrigen Gelegen im Sinne von WUNDERER. Dass gelegentlich noch Eier in der Bauchhöhle zu finden sind, wenn das Embryonalei schon im frühen Furchungsstadium steht, kann ich bestätigen. Ich fand in einzelnen Fällen im vorgerückten Furchungsstadium der Embryonaleier sogar noch Eier in den Ovarien. Es handelte sich aber in allen Fällen um eine verzögerte Ablösung einzelner Eier, welche auf krankhafte Veränderungen im Ovarialgewebe zurückzuführen war. Solche Gewebeveränderungen zystöser Natur können die Ovulation nicht nur erschweren, sondern teilweise ganz verhindern. Bei einem Weibchen, dessen Trächtigkeit im Frühjahr begonnen hatte, fand ich im Herbst in den Ovarien noch zahlreiche grössere Eier, die von starken Gewebewucherungen umschlossen und daher nicht zur Ablösung gelangt waren. Es dürfte sich bei den von WUNDERER gemachten Befunden ebenfalls um eine verspätete Ablösung einzelner Eier handeln. Umgekehrt weicht auch jener Fall, bei dem zwei Eier im Abstieg einen so deutlichen Vorsprung gegenüber den anderen Eiern aufwiesen, von der Regel ab. Mir selbst fehlen entsprechende Beobachtungen, und WUNDERER hätte bei seinem überaus reichen Material (es wurden 5846 Tiere in verschiedenen Trächtigkeitsphasen seziert) diesen Befund zumindest ein weiteres Mal bestätigt finden müssen. Bei normal verlaufender Ovulation und Eiübergabe in die Uteri können keine merklichen Intervalle festgestellt werden, womit auch nicht von verschiedenen Gelegen die Rede sein kann.

Ich bin der Ansicht, dass die Ovulation eine gesamthafte ist, d.h., die Eiablösung erfolgt in einem einzigen Schub. Dass dabei nicht alle Eier schlagartig abgelöst

werden, ist verständlich und von der mehr peripheren oder mehr zentralen Lage der Eier in den Ovarien abhängig. Die von den frühsten Ovulationsvorgängen gewonnenen Sektionsbefunde stellen Momentanzustände eines kontinuierlichen Gesamtablaufes der Ovulation dar, wobei sich das Zahlenverhältnis der Eier in Ovarien, Bauchhöhle, Ovidukten und Uteri je nach Zeitpunkt des Sektionseingriffes wandeln kann. Ferner wurde ich durch direkte Beobachtungen überzeugt, dass die Furchung der Embryonaleier erst nach und nicht vor der vollkommenen Ausbildung der Uteri einsetzt.

3. *Der Unterschied zwischen Embryonal- und Embryotropheiern*

In der Frage nach der Stellung des Embryonaleies zu den Embryotropheiern und dem Zustandekommen der bei *S. atra* einzigartigen Fortpflanzungsweise stehen sich zwei Ansichten gegenüber. CZERMAK (1843) sieht die wahrscheinlichste Erklärung für die Entstehung der eigentümlichen Entwicklungsverhältnisse im Embryonalei selbst, indem sich dieses in Beziehung seiner feinsten Struktur vor allen anderen im Eierstock befindlichen Eiern charakterisiere. Es ergäbe sich damit insofern ein prinzipieller Unterschied, als nur das Embryonalei zu einer normalen Befruchtung und Entwicklung befähigt wäre, während die Embryotropheier infolge ihrer abweichenden Struktur entweder überhaupt nicht befruchtet würden, oder es zumindest nicht zur Bildung von normalen Embryonen brächten. Die andere Ansicht, welche von mehreren Autoren geteilt und auch von CZERMAK für möglich gehalten wird, sieht den Grund für die Tatsache, dass in jedem Uterus nur ein, in seltenen Fällen zwei Eier sich entwickeln, in den dem Alpensalamander eigentümlichen Verhältnissen des Uterus; die Eier an sich seien einer normalen Befruchtung fähig und unter sich ursprünglich völlig gleichwertig, und ein Unterschied werde erst im Ovidukt selbst dadurch ausgebildet, dass im kaudalen Abschnitt Vorkehrungen getroffen seien, die nur die Befruchtung eines Eies gestatten. Gewissermassen in der Mitte steht die Ansicht von SCHWALBE und KAMMERER, welche allen Eiern einen kürzeren Entwicklungsgang zuschreibt.

Zugunsten der Annahme von CZERMAK, wonach ein Ovarialei infolge seiner besonderen Struktur zum Embryonalei prädestiniert sein soll, konnte ich keine Anhaltspunkte gewinnen. Ich betrachte die Eier in bezug auf ihr Dottermaterial als gleichwertig. Die bei der Ovulation in die Bauchhöhle ausgestossenen Eier werden, wie bei anderen Amphibien, durch temporär auftretende Streifen von Flimmerepithel kranialwärts zu den Eileitertrichtern befördert. Es mag daher dem Zufall überlassen sein, welches Ei zuerst den Zugang zu den Eileitern findet. Nicht zufällig ist dagegen, dass der Eintritt an erster Stelle für das weitere Schicksal der Eier von entscheidender Bedeutung wird. Die in ihrem ganzen Verlauf mit Flimmerepithel besetzte Wand der Eileiter enthält bis zum Uebergang in den Uterus Drüsen, welche schon wenige Tage vor der Ovulation Gallerte abzusondern

beginnen. Dadurch gewinnen die Eileiter auf der ganzen Länge ein gedunsenes Aussehen. Die Gallertproduktion ist, wie schon von VILTER (1962) festgestellt wurde, beschränkt. Sie reicht gerade aus, um das erste Ei, in seltenen Fällen die beiden ersten Eier, welche beidseitig den Eileiter passieren, mit einer dicken, kompakten Hülle zu versehen. Ein geringer Teil der nachfolgenden Eier empfängt nur noch eine sehr dünne Gallerthülle, während die übrigen Eier hüllenlos bleiben. Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern kommt also im Eileiter zustande. Die Angaben von CZERMAK (1843, S. 9 u. 10), dass die Eier im Uterus ursprünglich unter sich in bezug auf die Hülle gleich seien und sich ein diesbezüglicher Unterschied erst später durch regressive Metamorphose ausbilde, wurden bereits von WUNDERER mit Recht verworfen.

Sektionsbefunde an Eileitern mit absteigenden Eiern lassen erkennen, dass sich die Eier sehr dicht gedrängt folgen, sich gegenseitig abflachen und oft in stark deformiertem Zustand aneinander vorbeischieben, so dass sie zu zweit oder gar zu dritt und viert im Eileiter nebeneinander zu liegen kommen. In diesem starken Gedränge ist die normale Ausbildung einer weiteren, dicken Eihülle wohl auch in jenen Fällen gestört, wo mehr Gallerte als üblich produziert wird. Bei Eileitern mit grosser Gallertproduktion wird daher oft ein Teil der Gallerte lediglich mitgeschoben und findet sich im ausgebildeten Uterus als Einlagerung zwischen den Embryotropheiern vor.

4. *Die Befruchtung*

Ich wende mich nun der Frage nach dem Ort der Befruchtung zu. Im Uterus wird das Embryonalei durch Muskelkontraktion der Uteruswand und durch direkten Schub der nachfolgenden Embryotropheier gegen das kaudale Ende gedrängt. Dieser von kranial nach kaudal wirkende Schub hat eine innige Berührung der Gallerthülle und deren Verkleben mit der Uteruswand zur Folge. Gleichzeitig wird vom kaudalen Pol der Eihülle ein Gallertpfropf in die Uterusmündung gepresst und diese selbst papillenartig in den Kloakenraum vorgetrieben. Die beiden Uterusmündungen nähern sich dadurch stark den beiden Oeffnungen der Receptacula seminis in der dorsalen Kloakenwand und stehen nun diesen unmittelbar im rechten Winkel gegenüber (vergl. fig. 2). Der minimale Abstand kann vom Weibchen durch eine geringe Schwanzbewegung nach ventral oder möglicherweise durch blosse Kontraktion der Kloakenwand behoben werden, so dass sich die Mündungen der Uteri und Receptacula seminis direkt berühren. Der durch den Muttermund vor-

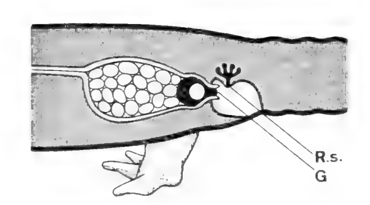


FIG. 2.

Schematischer Längsschnitt durch Uterus und Kloakenraum von *Salamandra atra* Laur.
R.s. = Receptaculum seminis, G = Gallertpfropf der Eihülle.

quellende Gallertpfropf der Eihülle dient nun den Spermien als Aufstiegsweg zu dem Embryonalei. Ich habe in zahlreichen Uteri mit frischen Eiern diesen Gallertpfropf untersucht und beobachten können, wie sich die Spermien den Weg bahnten. Deren Bewegungen waren sehr gering und langsam, was wohl auf die zähe Konsistenz der Gallerte zurückzuführen ist. In Uteri, deren Embryonaleier bereits in Furchung begriffen waren, enthielt der genannte Pfropf keine oder nur noch tote Spermien.

Nach den Angaben von v. Schreibers (1833), welcher die Befruchtung der Eier in die Eierstöcke hinauf verlegt und von Weber (1922), welcher diese in der Leibeshöhle vermutet, sowie nach den Angaben von Schwalbe (1896), Kammerer (1904) und Weber (1922), wonach alle in den Uterus gelangenden Eier befruchtet würden, war ein Nachweis von Spermien in den Uteri bzw. Eileitern und in der Leibeshöhle zu erwarten. Zu diesem Zwecke wurden bei zahlreichen Weibchen, deren Ovarien kurz vor der Ovulation standen, die leeren Uteri und Eileiter mittels einer Injektionsspritze mit Wasser gründlich durchgespült und die wiedergewonnene Flüssigkeit sorgfältig nach Spermien untersucht. Der Befund war ausnahmslos negativ. Dasselbe traf auch für Weibchen zu, deren Eileiter schon mit absteigenden Eiern angefüllt waren.

Diese Feststellung und der Nachweis von Spermien in dem von der Hülle des Embryonaleies in die Uterusmündung vorquellenden Gallertpfropfes brachten mich zu der Ueberzeugung, dass die Spermien erst nach dem Eintritt der Eier in den Uterus in diesen aufsteigen. Ferner sehe ich mich zu der Behauptung veranlasst, dass der Aufstieg der Spermien erst nach Ausbildung des genannten Gallertpfropfes erfolgt und allein durch diesen ermöglicht wird. In einigen Fällen begegnete ich nämlich Uteri, von deren frischen Eiern keines mit einer Gallerthülle versehen war und bei denen auch kein Gallertpfropf in der Uterusmündung zur Ausbildung gelangte. Sowohl durch das Bespülen der Eier und nachträgliche Untersuchung des Spülwassers als auch durch die Anfertigung von gefärbten Ausstrichpräparaten und Schnittserien der Eier liessen sich keine Spermien und keine Eientwicklung nachweisen.

Von verschiedenen Autoren wurde in der Literatur darauf hingewiesen, dass das Embryonalei nicht ausschliesslich das unterste, der Uterusmündung zunächst liegende Ei sei. Diese Angabe kann ich bestätigen, denn ich fand ebenfalls in zahlreichen Uteri dem Embryonalei einige Embryotropheier vorgelagert. In einem Fall lag das Embryonalei gar im kranialen Abschnitt des Uterus. Ich kann aber mit Sicherheit sagen, dass es sich hierbei um sekundäre Verlagerungen der Embryonaleier handelt, zumal stets ein verflüssigter Gallertpfropf im Muttermund die ursprüngliche, kaudale Lage verriet. Da sich mit zunehmender Entwicklung des Embryonaleies dessen Hülle von aussen nach innen verflüssigt, ist es sehr wohl möglich, dass bei einer Kontraktion des kaudalen, zugespitzten Uterusabschnittes die aufgeweichte Gallerte dem Ei zur Gleitfläche wird, wodurch es

sich nach kranial verlagert. Es ist denn auch bezeichnend, dass solche Verlagerungen stets ältere Eier betreffen, die bereits im vorgerückten Furchungsstadium stehen oder schon Embryonen enthalten.

5. *Die Zahl der befruchteten Eier*

In bezug auf die Anzahl der befruchteten Eier und deren Entwicklung stehen sich in der Literatur zwei Ansichten gegenüber:

a) Alle oder ein Teil der in den Uterus gelangenden Eier werden befruchtet und entwickeln sich bis zu einem gewissen Grade, aber alle bis auf eines gehen früher oder später zugrunde.

b) Nur ein Ei, das Embryonalei, wird befruchtet und entwickelt sich, während die übrigen Eier unbefruchtet bleiben.

Um dieses Problem zu klären, schien mir die Wiederholung des von KAMMERER (1904) durchgeführten Versuches A, Seite 189, wünschenswert und vielversprechend. KAMMERER brachte „befruchtete" Eier aus Ovidukten und Uteri von *S. atra* in physiologische Kochsalzlösung. Es gelang ihm, die Eier in dieser Flüssigkeit „bis zu zwölf Tagen so zu erhalten, dass die Furchung ihren Fortgang nahm". Die mehrmalige Nachprüfung dieses Experimentes entsprach aber keineswegs den Erwartungen. Alle Embryotropheier blieben unentwickelt. Auch die Verwendung von Kochsalzlösungen verschiedener Konzentration (0,9—0,5%) sowie von Wasser (Dest.-, Leitungs- und Teichwasser) brachten keinen Erfolg. Ich sehe mich daher veranlasst, die Angaben von KAMMERER als unrichtig zu bezeichnen. Ich bezweifle dessen Resultate um so mehr, als er von beibehaltener Furchung „während zwölf Tagen" spricht. Zu diesem Zeitpunkt hätten nämlich die Embryotropheier — wie mir parallele Beobachtungen an Embryonaleiern bewiesen — zumindest das Schwanzknospenstadium erreichen müssen. KAMMERER sagt jedoch selbst: „Der Versuch ergab aber insofern ein negatives Resultat, als ich die Eier nicht zur Bildung von Embryonen bringen konnte" (S. 190).

Zur weiteren Abklärung der Eientwicklung fixierte ich frische Embryotropheier aus Uteri, deren Embryonaleier noch nicht oder schon in Entwicklung (Furchungs-, Schwanzknospenstadien) standen und zerlegte sie in Schnitte von 5—7 μ Dicke. Keine der gefärbten Schnittserien liess aber auch nur die geringste Entwicklung an Embryotropheiern feststellen. Entgegen den Angaben von WEBER (1922), der in einem Uterus alle Eier stark polysperm fand, konnte ich auch keine Spermien nachweisen.

Ich komme daher zu dem Schluss, dass im Normalfall pro Uterus nur ein Ei, das Embryonalei, befruchtet wird, während die Embryotropheier unbefruchtet bleiben.

Bei Weibchen, deren Ovidukte reichlich Gallerte abgesondert hatten, kam es gelegentlich vor, dass auch Eier, welche mit einer dünnen Hülle versehen wurden, befruchtet waren. Diese Eier hatten sich aber in den beobachteten Fällen nur bis zum Zwei- oder Vierzellstadium, in einem einzigen Fall bis zum Achtzellstadium gefurcht und waren auf dieser Entwicklungsstufe abgestorben.

6. *Versuche zur künstlichen Besamung*

Die oben geschilderten Experimente hatten in dieser Form noch keine Aussagekraft über die Entwicklungs f ä h i g k e i t der Embryotropheier. Ich suchte daher in der künstlichen Besamung eine Möglichkeit, die Embryotropheier zur Entwicklung zu bringen. Zu diesem Zwecke wurden frische Eier aus Uteri und Ovidukten entnommen und in Glasschalen mit Kochsalzlösungen verschiedener Konzentration sowie in Wasser übertragen. Den Medien wurden lebende Spermien aus den Vasa deferentia von Alpensalamandermännchen beigegeben.

Auch diese oft wiederholten Versuche blieben in bezug auf die Entwicklung der Embryotropheier durchwegs erfolglos.

Alle Embryotropheier waren — wie schon bei den Versuchen ohne künstliche Besamung — nach wenigen Stunden abgestorben, was sich durch einen deutlichen Farbunterschied zwischen animalem und vegetativem Bereich offenbarte. Während frische, d.h. lebende Eier gleichmässig gelblichweiss gefärbt sind, zeigen abgestorbene Eier einen weissen animalen und einen schmutziggelben vegetativen Anteil. Diese farbliche Trennung, welche zusätzlich durch eine leichte, meridionale Einschnürung verdeutlicht wird, verläuft etwas oberhalb des Eiäquators.

Die Versuche der künstlichen Besamung haben bewiesen, dass die Embryotropheier nicht entwicklungsfähig sind. Dass dafür nicht nur der hohe Muskeldruck verantwortlich ist, welcher die Dottermembran beim Abstieg durch die Ovidukte schon zum Teil beschädigen kann, geht daraus hervor, dass sich auch Eier, die noch frei in der Leibeshöhle lagen, nicht künstlich besamen liessen.

Erfolgreich verlief die künstliche Besamung nur bei Embryonaleiern. Als geeignetstes Medium erwies sich 0,7%ige Kochsalzlösung. Die Embryonaleier wurden mitsamt der Gallerthülle, welche übrigens schon im Ovidukt und Uterus aufquillt und nicht erst im Wasser, wie bei anderen Amphibieneiern, dem Medium übergeben. Es gelang mir im Frühjahr 1968, künstlich besamte Embryonaleier einmal bis zur Morula, zweimal bis zur Blastula, dreimal bis zur Gastrula und zweimal bis zur Neurula aufzuziehen. In allen Fällen führe ich das frühe Absterben der Eier auf das ungenügende Auswechseln der Kochsalzlösung und die zu hohe Raumtemperatur (20—22° C) zurück. Drei Embryonaleier liessen sich, bei täglich zweimaligem Wechsel des Mediums, bis in das späte Schwanzknospenstadium aufziehen. Leider starben die Embryonen am fünften Tag

während meiner Abwesenheit; sie hatten bis zu diesem Zeitpunkt eine Länge von 9 mm erreicht.

Es sei hier noch vermerkt, dass die völlig pigmentfreien Eier keine Spermaeinschläge erkennen lassen wie z.B. bei Triturus.

Etwa eine halbe Stunde nach der Zugabe der Spermien begann sich zwischen Dotterkugel und Eihülle ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum zu bilden, wohl ein Zeichen, dass die Befruchtung vollzogen war.

Es wurde oben erwähnt, dass gelegentlich auch Eier mit dünner Gallerthülle befruchtet werden, jedoch sehr früh absterben. Eine entsprechende Beobachtung machte ich auch an zwei Eiern mit dünner Gallerthülle bei der künstlichen Besamung. Ihre Entwicklung stellte sich nach dem Zwei-, bzw. Vierzellstadium ein. Während sich bei Embryonaleiern mit dicker Gallerthülle nach der Befruchtung zwischen der Dotterkugel und der Eihülle ein Flüssigkeitsraum bildet, der sich im Verlaufe der Furchung beträchtlich ausweitet, lassen Eier mit dünner Hülle denselben vermissen. Dadurch wird wohl ein zu grosser Druck auf das sich furchende Ei ausgeübt, was den frühen Tod zur Folge hat.

Aufgrund der gemachten Beobachtungen bei den Versuchen zur künstlichen Besamung und bei der Sektion ist anzunehmen, dass die normale Eientwicklung vom Ausbildungsgrad der Eihülle abhängig ist. Eier mit dünner Gallerthülle bleiben, sofern sie befruchtet wurden, auf einem sehr frühen Furchungsstadium stehen und zerfallen wie die hüllenlosen Eier zu Nahrungsdotter.

C. Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme und die Trächtigkeitsdauer

1. *Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme*

Um den Anfang der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme von *Salamandra atra* festzustellen, sammelte und sezierte ich in den Jahren 1967 und 1968 zur Zeit der Schneeschmelze Tiere aus verschiedenen Höhenlagen.

Im Mai fand ich in 1000, 1400 und 1700 m Höhe in beiden Jahren nur Weibchen mit leeren Uteri und reifen Ovarialeiern und solche mit Larven des Schwalbe'schen Entwicklungsstadiums II oder III, dagegen keine Weibchen mit Larven des Stadiums I.

Im Jahre 1967 wiesen Weibchen aus dem Urnerboden (1400 und 1700 m) und des Grosser Runs (1000 m) zum ersten Mal anfangs Juni frische Eier in den Uteri auf. Im Jahre 1968 ovulierten Weibchen dieser drei Höhenlagen erstmals Mitte Juni, in Linthal (650 m) schon Mitte Mai.

In der Folge wurden an den genannten Standorten laufend neue Tiere gesammelt und seziert. Dabei zeigte sich im Jahre 1967, dass in den Höhenlagen von 1000, 1400 und 1700 m die Zahl der neu trächtig werdenden Weibchen bis Ende Juni wieder auf den Nullpunkt absank. Im Jahre 1968 erstreckte sich die

Trächtigkeitsaufnahme in diesen Höhen von Mitte bis Ende Juni, auf 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni. In allen vier Höhenlagen wurden nach den genannten Zeitabschnitten keine Weibchen mehr trächtig.

Auffallend ist das verspätete Einsetzen der Fortpflanzung im Jahre 1968 gegenüber dem Jahre 1967 und die dadurch bedingte Verkürzung der Zeit der Trächtigkeitsaufnahme in den höheren Lagen. Diese Erscheinung lässt sich auf die starken Schneefälle des Winters 1967/68 und die dadurch verlängerte Zeit der Schneeschmelze zurückführen. Das frühere Einsetzen der Fortpflanzungszeit in 650 m Höhe im Vergleich zu höheren Standorten erklärt sich zwangslos durch die günstigeren klimatischen Bedingungen in tiefen Lagen.

Anhand der gefundenen Resultate kann ich die Angaben WUNDERERS, wonach beim Alpensalamander die Trächtigkeitsaufnahme zeitlich stark beschränkt ist, bestätigen. Sie ist nach meinen Beobachtungen in den Höhen von 1000 m bis 1700 m an den Monat Juni gebunden und erstreckt sich auf 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni.

2. *Die Trächtigkeitsdauer*

Nachdem Anfang und Dauer der Trächtigkeitsaufnahme festgelegt waren, konnte anhand der Grössenzunahme und des Entwicklungszustandes der Larven auch deren Alter bestimmt und der gesamte Entwicklungsablauf bis zur Geburt verfolgt werden. Dabei ergaben sich die folgenden Befunde:

Die Larven durchlaufen in 1000, 1400 und 1700 m Höhe in sieben bis acht, in 650 m Höhe in sechs bis sieben Wochen das SCHWALBE'sche Entwicklungsstadium I und messen beim Verlassen der Eihülle, d.h. beim Uebertritt in das Entwicklungsstadium II, 11 bis 12 mm. Die Mundöffnung ist zur Zeit des Schlüpfens noch nicht durchgebrochen, die Kiemen sind als grob verzweigte, 2 mm lange Stämmchen entwickelt. Die stumpfkegelförmigen Vorderbeinanlagen messen ½ bis 3/4 mm, während die Hinterbeine noch nicht angelegt sind; diese erscheinen als kleine Papillen erst dann, wenn die Vorderbeine schon zweistrahlig sind. Die Pigmentierung beschränkt sich auf den dorsalen Bereich der Larve.

In der ersten Woche nach dem Verlassen der Eihülle bricht die Mundöffnung durch. Im Bereich des Schwanzes bildet sich ein breiter Flossensaum, wie er sich bei den frei im Wasser lebenden Larven des Feuersalamanders und der Molche findet. Die Embryotropheier, die bis anhin noch zum grössten Teil erhalten, wenn auch stark verunstaltet sind, werden durch die lebhaften Bewegungen der Larve im Uterus zerstört und fliessen unter diesem mechanischen Einfluss zu einer gemeinsamen Dottermasse zusammen, die der Larve als Nahrung dient.

Die Sektionsbefunde liessen erkennen, dass die Larvenentwicklung in den verschiedenen Höhenlagen verschieden lange dauert.

a) *Die Larvenentwicklung in 1400 und 1700 m Höhe*

In 140C und 1700 m Höhe erreichen die Larven im ersten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 23 bis 25 mm. Da sich die Alpensalamander Ende September infolge des zu dieser Jahreszeit in jenen Höhenlagen schon sehr unwirtlichen Wetters zur Winterruhe in den Boden zurückziehen, darf wohl angenommen werden, dass das Wachstum der Larven ab Mitte Oktober eingestellt und erst im folgenden Jahr, nach der Schneeschmelze, wieder aufgenommen wird. Diese Annahme wird gestützt durch die Tatsache, dass eine Larvengruppe mit annähernd gleichem Mittelmass und gleichem Entwicklungsgrad auch im Frühjahr, zur Zeit der Schneeschmelze, angetroffen wird.

Die Alpensalamander erreichen somit in 1400 und 1700 m Höhe im ersten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 23 bis 25 mm. Zu dieser Zeit sind die Vorderextremitäten dreistrahlig, die Hinterextremitäten als kleine Stümpfchen angelegt. Die Kiemen haben sich zu fein verzweigten Aestchen entwickelt; der oberste bzw. hinterste Kiemenast reicht in seiner Länge bis zur Schwanzwurzel. Der Uterus strotzt von Dotterbrei.

Ein Vergleich der Sektionsbefunde an verschiedenen Weibchen im Herbst zeigt, dass neben den Larven des laufenden Jahres noch zwei andere Larvengruppen anzutreffen sind, die sich bezüglich ihres Entwicklungsgrades sowohl untereinander als auch von der Larvengruppe des laufenden Jahres deutlich unterscheiden. Die Larven der einen Gruppe weisen im Herbst eine mittlere Länge von 35 bis 36 mm auf. Ihr Körper ist, mit Ausnahme des Bauches, welcher schmutziggelb bis hellbraun erscheint, braungrau bis dunkelgrau pigmentiert. Vorder- und Hinterextremitäten sind vierstrahlig, die Kiemen mächtig entwickelt. Die Dottermasse ist schon fast oder ganz aufgefressen, wodurch diese Larven dick und plump erscheinen. Ich nenne den Larvenzustand das späte Stadium II, sofern noch wenig Dotterbrei im Uterus vorhanden ist und das frühe Stadium III, wenn der Dotter eben ganz aufgefressen wurde.

Die andere Gruppe, welche sich im Herbst neben den Larven des laufenden Jahres vorfindet, weist eine mittlere Länge von 44 bis 45 mm auf. Diese Larven sind vollkommen schwarz pigmentiert und besitzen voll entwickelte, gelenkige Extremitäten. Im Vergleich zu den Larven des späten Stadiums II oder frühen Stadiums III erscheinen sie bedeutend schlanker, da die vollständig aufgezehrte Dottermasse bereits verdaut wurde. Der Uterus steuert durch Ausscheidung eines Sekretes zur Ernährung der Larve bei. Die noch voll entfalteten Kiemen haben in dieser Phase nicht nur respiratorische, sondern ohne Zweifel auch nutritive Funktion. Ich nenne diesen Larvenzustand das späte SCHWALBE'sche Stadium III.

Es ist völlig ausgeschlossen, dass die drei genannten Larvengruppen ihre Entwicklung in der gleichen Fortpflanzungsperiode, d.h. im gleichen Jahr, begonnen haben. Der sehr unterschiedliche Entwicklungsgrad lässt vielmehr den

Schluss zu, dass diese drei Gruppen drei verschiedenen Jahrgängen entsprechen. Die Larven der ersten Gruppe stammen aus dem laufenden Jahr, die der zweiten Gruppe aus dem letzten und jene der dritten Gruppe aus dem vorletzten Jahr.

Im Frühjahr, vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode, tragen die

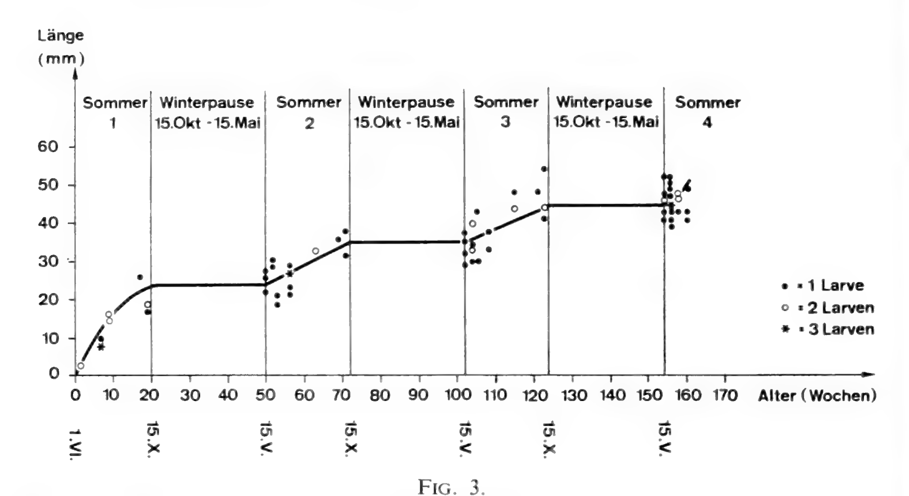


Fig. 3.

Graphische Darstellung des dreijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1400 m Höhe.

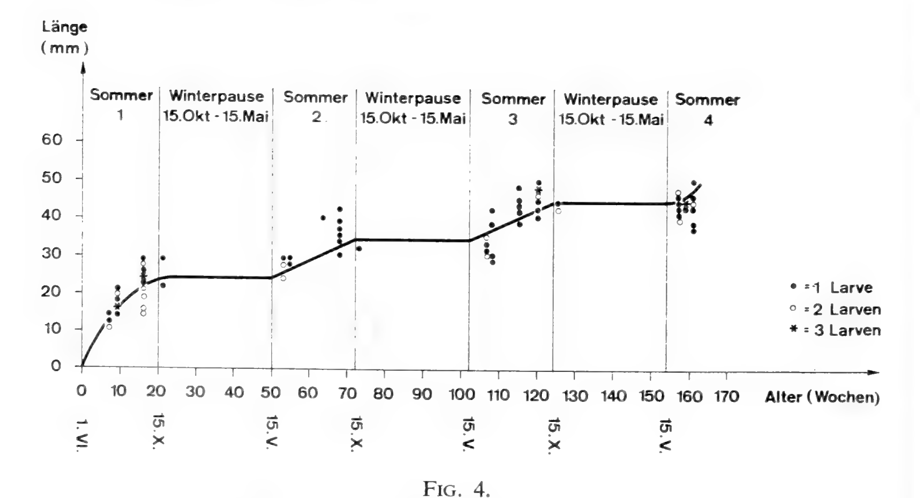


Fig. 4.

Graphische Darstellung des dreijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1700 m Höhe.

Weibchen, wie am Anfang dieses Kapitels dargelegt wurde, Larven des Stadiums II und III. Die Befunde decken sich also mit denjenigen im Herbst. Auch die im Frühjahr gefundenen Larven gehören somit drei verschiedenen Jahrgängen an. Ein Teil der Larven aus der zweiten Gruppe befindet sich noch im späten Stadium II, während die anderen Larven dieser Gruppe bereits vor der Winterpause in das frühe Stadium III übergetreten sind. Der mittlere Jahrgang vertritt also sowohl das SCHWALBE'sche Stadium II als auch das Stadium III. Diese Feststellung führt nun zu der Unterteilung in ein spätes Stadium II und frühes Stadium III. Die blosse Bezeichnung des Larvenzustandes als Stadium II und III im Sinne von SCHWALBE entscheidet nämlich nur über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Dotter im Uterus, sagt dagegen nichts aus über Alter und Entwicklungsgrad der Larven.

Die Larven des späten Stadiums III werden im Juni und Juli geboren; sie erreichen bis zur Geburt eine mittlere Länge von 52,0 mm in 1400 m und 50,0 mm in 1700 m Höhe. Da ihre Geburt zu einer Zeit stattfindet, wo die Fortpflanzungsperiode für eine neue Larvengeneration eingesetzt hat oder schon abgeschlossen ist, tritt zu den Larven des Stadiums II und III noch das Entwicklungsstadium I hinzu, so dass vorübergehend, im Juni und Juli, vier Larvengenerationen nebeneinander angetroffen werden. Die Tafeln VI und VII zeigen anhand von Sektionsbefunden die wichtigsten Phasen der intrauterinen Entwicklung. In Taf. VIII, fig. 1 sind die durch Sektion gewonnenen Entwicklungsstadien zusammengestellt. Das Wachstum der Larven ist in fig. 3 und 4 graphisch dargestellt.

Aus den gemachten Beobachtungen ergibt sich die wichtige Tatsache, dass die Jungen der Alpensalamander in 1400 und 1700 m Höhe zu Beginn des vierten Trächtigkeitsjahres zur Welt kommen. Der Alpensalamander besitzt somit in der Höhenlage von 1400 bis 1700 m eine dreijährige Tragzeit.

b) *Die Larvenentwicklung in 650 m und 1000 m Höhe*

In 650 und 1000 m Höhe verläuft die Entwicklung bedeutend rascher. Die Larven erreichen im ersten Trächtigkeitsjahr eine mittlere Länge von 38 mm in 650 m und 27 mm in 1000 m Höhe. Zu dieser Zeit sind die Vorderextremitäten bereits vierstrahlig, die Hinterextremitäten drei- oder vierstrahlig bei den Larven in 650 m Höhe und zwei- oder dreistrahlig bei jenen in 1000 m Höhe. Der Uebergang vom SCHWALBE'schen Stadium II zum Stadium III erfolgt im Frühjahr des zweiten Jahres, ab Mitte Mai bis anfangs Juni in 650 m und Ende Mai bis Ende Juni in 1000 m Höhe. Zur gleichen Zeit werden auch die Hinterextremitäten fünfstrahlig. Im Sommer des zweiten Entwicklungsjahres nimmt die Pigmentierung rasch zu, die Larven werden dunkelgrau und zeigen im Herbst die schwarze Farbe, die für das späte Stadium III kennzeichnend ist. Die Larven erreichen im zweiten Jahre ihrer Entwicklung eine mittlere Länge von 50 mm in 650 m und 45 mm in 1000 m Höhe. Die Geburt erfolgt

im dritten Jahre der Trächtigkeit, in 650 m Höhe von Ende Mai bis Ende Juli, in 1000 m Höhe von Ende Mai bis anfangs August, wobei die Mehrzahl der Geburten in beiden Höhenlagen in die zweite Hälfte des Juni und erste Hälfte des Juli fällt. Die Jungen erreichen bis zur Geburt eine mittlere Länge von 51 mm, bzw. 52 mm. Taf. VIII, fig. 2 zeigt die Entwicklungsstadien von Salamanderlarven tiefer Standorte. Die Wachstumskurven sind aus fig. 5 und 6 ersichtlich.

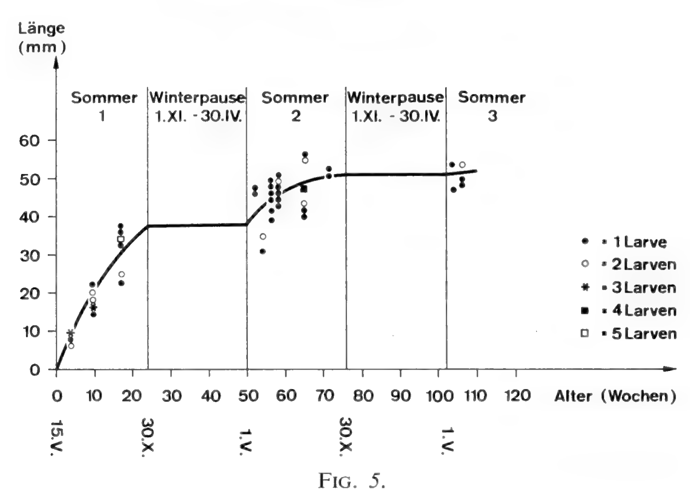


FIG. 5.

Graphische Darstellung des zweijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 650 m Höhe.

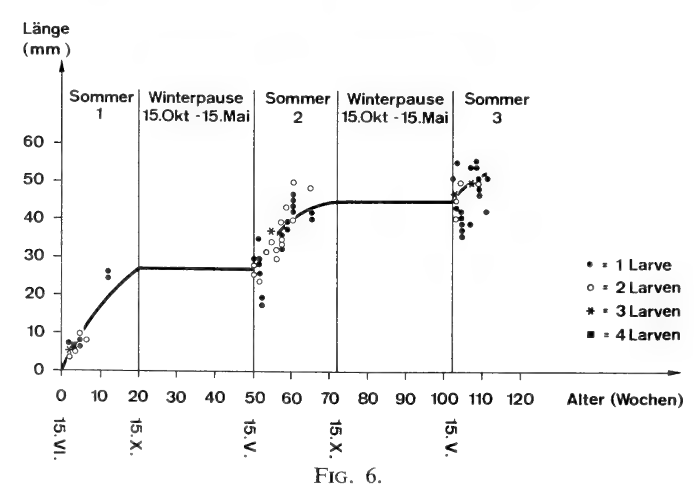


FIG. 6.

Graphische Darstellung des zweijährigen Larven-Wachstums von *Salamandra atra* Laur. in 1000 m Höhe.

Der Alpensalamander bringt somit in tiefen Standorten seine Jungen im dritten Jahre der Trächtigkeit zur Welt; er besitzt in der Höhenlage von 650 bis 1000 m eine zweijährige Tragzeit.

Für die Annahme, dass ausnahmsweise Weibchen der höheren Regionen ihre Jungen schon im Spätsommer des dritten und Weibchen tiefer Standorte im Spätsommer des zweiten Trächtigkeitsjahres zur Welt bringen können, sprechen folgende Befunde:

Bei je einem Weibchen aus 1400 und 1700 m Höhe fand ich im August den einen Uterus leer, gross und schlaff; das betreffende Junge war offenbar kurz vorher geboren worden. Der andere Uterus enthielt bei beiden Weibchen je eine Larve des späten Stadiums III, deren Flossensaum und Kiemen Spuren der Reduktion aufwiesen. Ich schliesse nicht aus, dass diese beiden Larven ihre Metamorphose nicht mehr im laufenden Jahr beendet und im Uterus überwintert hätten.

Zwei Weibchen, von denen eines in 1000 m, das andere in 1400 m Höhe gefangen wurde, trugen Mitte Mai, d.h. vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode, eine Larve des späten Stadiums III, deren Flossensaum vollständig resorbiert war. Die Kiemen der einen Larve waren schon stark zurückgebildet. Der andere Uterus dieser beiden Weibchen war leer und stark kontrahiert; ich vermute, dass das Junge des nichtträchtigen Uterus im Herbst des Vorjahres frühzeitig geboren worden war.

Wunderer (1910) nimmt nur für einen Teil der Weibchen aus der Alpenregion eine dreijährige Tragzeit an. Der Grund hierfür liegt wohl darin, dass der Autor, wie er selber sagt (S. 38), die Larven des Stadiums III nicht weiter untersucht hatte. Er hatte daher auch nicht zwischen dem frühen und späten Stadium III unterschieden und den für die Altersbestimmung wichtigen Entwicklungsgrad der Larven im Stadium III nicht berücksichtigt.

c) *Die Lage der Larven im Uterus*

Die Larven nehmen im Uterus zwei Lagen ein: Kopflage oder Steisslage. Larven des Stadiums II haben eine recht grosse Bewegungsfreiheit, da sie einerseits noch relativ klein sind, während andererseits die Uteruswand noch nicht die Grenzen ihrer Dehnungsfähigkeit erreicht hat. Sie können sich also bald in Kopflage, bald in Steisslage drehen und wenden.

Nach dem Eintritt in das Stadium III erreichen die Larven bald eine Grösse, welche eine Lageveränderung im Mutterleib aus Platzgründen kaum oder nicht mehr erlaubt. Sehr selten wechseln Larven von weniger als 45 mm Gesamtlänge während der Sektion noch die Lage, was aber nur dadurch möglich wird, dass bei der Eröffnung der mütterlichen Bauchdecke der Druck auf die Eingeweide wegfällt, wodurch auch die Uteri mehr Raum gewinnen.

Die Larven des späten Stadiums III (45 und mehr Millimeter Gesamtlänge)

werden allein schon durch die stark überdehnte Uteruswand in ihrer Lage fixiert, können also auch in einem herauspräparierten Uterus keine Drehung mehr vollziehen.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Larven vom mittleren Stadium III an im Uterus eine feste Lage einnehmen, welche durch Raummangel in der Leibeshöhle der Mutter und infolge der engen Umhüllung durch die Uteruswand bedingt ist. Ein zuverlässiges Bild über die Häufigkeit von Kopf- und Steisslagen kann daher nur anhand von Larven des mittleren und späten Stadiums III gewonnen werden, während Sektionsbefunde an Uteri mit Larven des Stadiums II und frühen Stadiums III nur Momentanzustände zeigen.

Die folgenden Angaben über die Lageverhältnisse beziehen sich deshalb nur auf Larven von 40 und mehr Millimeter Gesamtlänge: In 143 Uteri fand ich 73mal die Larve in Kopflage, 70mal in Steisslage. Von zehn Uteri mit je zwei Larven zeigten drei die eine Larve in Kopf-, die andere in Steisslage, sechs beide Larven in Kopflage und ein Uterus beide Larven in Steisslage.

Diese Angaben zeigen, dass es bei den Larven von *Salamandra atra* offenbar keine bevorzugte Lage gibt. Die Behauptung von SCHWALBE (1896) und HIRZEL (1909), wonach die Kopflage „die bei weitem häufigere" sei, kann ich nicht bestätigen.

Auch innerhalb des gleichen Muttertieres ist die Lage der Larven im linken und rechten Uterus verschieden. Von 53 Weibchen, welche beidseitig eine Larve des mittleren oder späten Stadiums III trugen, zeigten 27 die eine Larve in Kopf-, die andere in Steisslage, zwölf beide Larven in Kopflage und vierzehn beide Larven in Steisslage.

Es konnte keine Beziehung zwischen der Lage der Larven und deren Wachstum festgestellt werden. Bald war die Larve in Kopflage, bald jene in Steisslage etwas grösser oder kleiner, was auch für Uteri mit zwei Larven zutrifft.

Die Tatsache, dass die Lage der Larven vom mittleren Stadium III an nicht mehr verändert werden kann, hat zur Folge, dass die Jungen auch entsprechend in Kopf- oder Steisslage zur Welt kommen müssen.

Gegen das Ende der Schwangerschaft ist die Uteruswand ausserordentlich gedehnt und dünn. Von einer durch aktive Muskelkraft des Uterus erfolgenden Ausstossung der Jungen kann daher, wie schon WIEDERSHEIM (1890, S. 475) bemerkte, nicht die Rede sein. Die Jungen müssen sich also bei der Geburt den Weg selber bahnen. Diese Aussage wird gestützt durch die Beobachtung einer Steissgeburt bei einem Weibchen, das ich eben dem Tötungsgals entnommen hatte und sezieren wollte. Im Kloakenspalt des Muttertieres erschien die Schwanzspitze eines jungen Alpensalamanders. Dieser schob sich durch schlängelnde Körperbewegungen und indem er zuerst die Hinterbeine, dann die Vorderbeine nach vorne gegen die mütterliche Kloake stemmte, allmählich rückwärts aus dem Muttertier heraus. Der ganze Geburtsvorgang dauerte, unterbrochen von einigen

Erholungspausen, 19 Minuten und erfolgte ohne jegliche Hilfe. Unmittelbar nach der Geburt wurde das Weibchen seziert; der Uterus war völlig überdehnt und schlaff.

Unter natürlichen Bedingungen dürfte die Geburt rascher ablaufen und das Junge seitens der Mutter, durch Kontraktionen der Bauchmuskulatur, eventuell auch schlängelnde Körperbewegungen, eine gewisse Unterstützung erfahren.

d) *Zur Atmung und Ernährung der Larven im Uterus*

Die Kiemen der Alpensalamanderlarve sind zweifellos eines ihrer wichtigsten Organe. Sie dienen sowohl der Atmung als auch der Ernährung der Larve. Ihre enorme Entfaltung muss als Anpassung an das intrauterine Leben gewertet werden.

Die Kiemenlänge nimmt im Verlauf des Larvenwachstums konstant zu und erreicht beim Uebertritt der Larven in das SCHWALBE'sche Stadium III das Maximum von 15—20 mm. Die Kiemen sind also zu diesem Zeitpunkt etwa halb so lang wie die Larve selbst. Selten erreichen sie eine Länge bis zu 23 mm. Die Kiemen behalten dann während des ganzen Stadiums III ihre Länge bei und werden nach meinen Beobachtungen zwei bis drei Wochen vor der Geburt rasch und vollständig zurückgebildet.

Nach WIEDERSHEIM (1890, S. 477) sind dem Eibrei aus der Uteruswand ausgetretene, in immer kleinere Kügelchen zerfallende rote Blutkörperchen beigemengt („Bluteibrei"), welche als Sauerstoffträger für die Respiration dienen sollen. Diesen Befund kann ich, in Uebereinstimmung mit SCHWALBE (1896), nicht bestätigen. Ein Blutextravasat konnte auch im Stadium III nicht festgestellt werden; die Uteruskapillaren bleiben auch in dieser Phase intakt. Es ist auch gar nicht denkbar, dass Fragmente von roten Blutkörperchen noch Sauerstoff zu den Kiemen transportieren könnten.

Der Sauerstoff wird vielmehr direkt aus der reich durchbluteten Uteruswand entnommen, indem sich die Kiemen dieser eng anschmiegen. Es ist durchaus denkbar, dass auch der sehr dünne Flossensaum des Schwanzes respiratorische Funktion ausübt.

In der Ernährung lassen sich zwei verschiedene Formen unterscheiden: die Nahrungsaufnahme durch den Mund und durch die Kiemen.

Wie schon mehrmals erwähnt wurde, wird im Stadium II der im Uterus vorhandene Dotterbrei von den Larven direkt verschluckt. Im frühen Stadium III zehren die Larven noch von der im Darm gestapelten Dottermasse und wachsen bis zur vollständigen Resorption derselben durch die Darmzotten auf 40—42 mm Gesamtlänge heran. Da die Larven aber bis zur Geburt noch etwa 1 cm wachsen, müssen nach dem vollständigen Verbrauch des Dotters auch andere Ernährungsbedingungen eintreten.

In dieser letzten Wachstumsphase sezerniert der Uterus eine klare, eiweissreiche, leicht klebrige Flüssigkeit (nach VILTER 1964 glykoproteinhaltig), welche einen Ersatz für den Dotterbrei liefert. Dieses Sekret wird von den Kiemen resorbiert.

Inwieweit die Kiemen schon im Stadium II nutritive Funktion ausüben, lässt sich schwer beurteilen. Es ist aber möglich, dass sie gelöste Nährstoffe aus dem Dotterbrei aufnehmen. Eine Aufnahme von festen Dotterbestandteilen wurde jedoch nie beobachtet.

Die Kiemen von *Salamandra atra*, welche sowohl der Atmung als auch der Ernährung dienen, lassen sich in physiologischer Hinsicht sehr wohl mit Chorionzotten vergleichen. Durch das Anlegen der Kiemenblätter an die Uteruswand kommt wohl eine ebensogrosse Austauschfläche zustande, wie dies z.B. bei der *Semiplacenta cotyledonata* der Widerkäuer der Fall ist.

e) *Die Eientwicklung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit*

Anhand der Sektionsbefunde habe ich auch die Eientwicklung und ihre Beziehung zur Trächtigkeit studiert. Diese Beobachtungen sind insofern von Bedeutung, als sie Auskunft geben über die Zeit, welche zwischen der Geburt der Jungen und der neuen Trächtigkeitsaufnahme verstreicht und damit auch eine genaue Datierung des gesamten Entwicklungszyklus ermöglichen.

In den Höhenlagen von 1400 und 1700 m setzt die Eireifung in den Ovarien der Weibchen im August und September des dritten Trächtigkeitsjahres ein. Sie beschränkt sich zuerst auf einen geringen Teil der Ovarialeier, indem sich diese schmutziggelb verfärben und an Grösse zunehmen, während die übrigen Eier noch als kleine weisse Kügelchen sichtbar sind und erst allmählich in den Reifungsprozess mit einbezogen werden. Zur Zeit der Geburt der Jungen, im Juni und Juli des vierten Jahres, weisen die Ovarien der Weibchen in 1400 m Höhe neben vielen kleinen und mittelgrossen Eiern teilweise grössere Eier auf, die aber noch nicht den vollen Reifegrad erreicht haben. Die Ovarien der Weibchen in 1700 m Höhe sind bei der Geburt der Jungen durchwegs weniger weit entwickelt. Sie enthalten vorwiegend noch weisse Follikel und kleine gelbe Dotterkügelchen, während ein Teil der Eier bestenfalls die mittlere Grösse erreicht hat. Für Weibchen der Alpenregion, welche gebären, ist es daher ausgeschlossen, dass sie im gleichen Jahr wieder trächtig werden, auch wenn die Geburt der Jungen unmittelbar vor oder während der neuen Fortpflanzungsperiode erfolgt. Die Eireifung nimmt nach der Geburt ihren Fortgang, und die Eier erreichen bis zum Herbst ihre volle Grösse. Die Ovulation findet in der Fortpflanzungsperiode des folgenden, d.h. des fünften Jahres statt. Die Weibchen des Alpensalamanders benötigen somit zur Vollendung eines Entwicklungszyklus vier Jahre, d.h. sie gebären nur alle vier Jahre je zwei Junge (vergl. auch fig. 7).

An tiefen Standorten (650 und 1000 m) setzt die Eireifung schon im Juni, bzw. im Juli des zweiten Trächtigkeitsjahres ein. Die Ovarien der Weibchen in 1000 m Höhe enthalten zur Zeit der Geburt ihrer Jungen kleine und mittelgrosse und vereinzelt grössere Eier, jene der Weibchen aus 650 m Höhe mittelgrosse und grosse neben wenig kleinen Eiern. Die Ovulation erfolgt im Frühjahr des vierten Jahres, womit der Entwicklungszyklus in dieser Höhenlage nur drei Jahre umfasst (vergl. auch fig. 7).

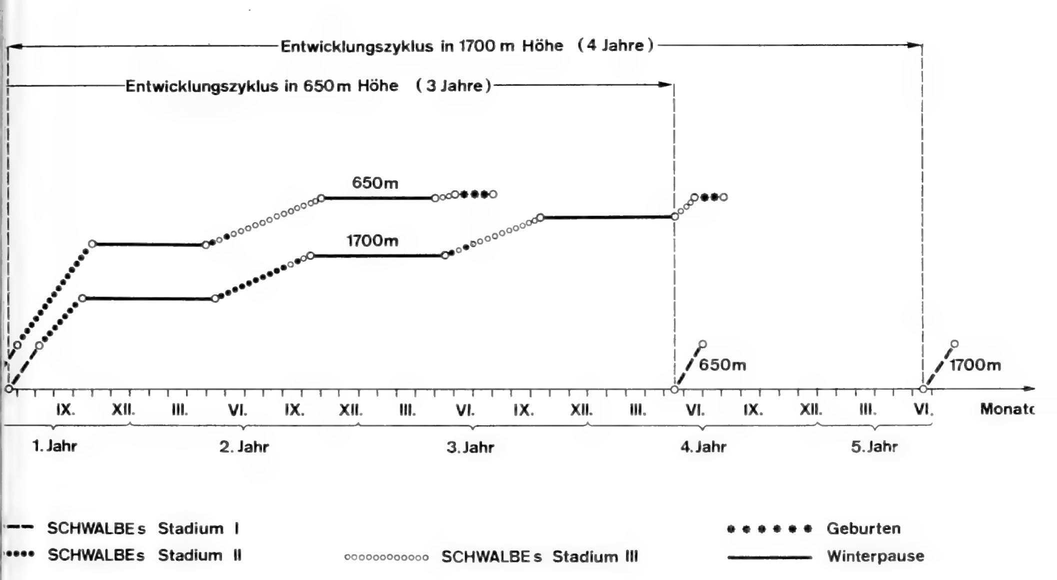


FIG. 7.

Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus von *Salamandra atra* Laur. in der Subalpin- und Alpinregion.

Für jene Weibchen aus tiefen Standorten, die ausnahmsweise schon im Spätsommer des zweiten Trächtigkeitsjahres gebären, wäre ein zwei Jahre dauernder Entwicklungszyklus denkbar. Dagegen erachte ich einen einjährigen Zyklus oder gar mehrere Entwicklungszyklen und damit mehrere Trächtigkeiten in einem Jahr als ausgeschlossen. Die Angabe KAMMERERS (1904, S. 246), wonach „unter natürlichen Bedingungen gehaltene Alpensalamander beweisen", dass das Weibchen zwei Trächtigkeitsperioden im Jahre vollende, erscheint nach meinen eigenen Untersuchungen völlig ausgeschlossen.

Bei WUNDERER (1910, S. 42) finde ich bezüglich der Eireifung folgende Angaben: „Mir ist es aufgefallen, dass die Ovarien von Salamanderweibchen,

welche nahezu geburtsreife Embryonen in sich trugen, in der Alpenregion meistens viel weiter entwickelt waren als in tiefern Standorten. Diese Beobachtung gibt zur Vermutung Veranlassung, dass durch den Beginn der Wachstumsvorgänge im Ovarium vor der Geburt der Embryonen vielleicht wenigstens einigermassen die in der Alpenregion bestehende Verzögerung in der Entwicklung ausgeglichen wird."

Diese Angaben kann ich nicht bestätigen. Die grössten Ovarialeier zur Zeit der Geburt der Jungen fand ich bei Weibchen tiefer Standorte. Ferner ist zu sagen, dass die in der Alpenregion bestehende Verzögerung in der Larvenentwicklung auch dann nicht ausgeglichen würde, wenn die Ovarien der gebärenden Weibchen tatsächlich schon grosse Eier enthielten. Die Geburt der Jungen erfolgt in der Alpenregion nämlich grösstenteils während oder nach der Fortpflanzungsperiode, so dass eine neue Trächtigkeitsaufnahme dennoch erst in der Fortpflanzungsperiode des folgenden Jahres zustande käme.

V. und A. VILTER (1960) war bei der Untersuchung der Gelbkörper in den Ovarien von *S. atra* die „brüske Eireifung" gegen das Ende der Trächtigkeit bei einem Teil der Weibchen aufgefallen. Die Autoren glauben nicht, dass diese Erscheinung auf das Verschwinden der Gelbkörper und die Aufhebung ihrer hemmenden Wirkung auf die Eireifung gegen das Ende der Trächtigkeit zurückzuführen sei. Sie sind vielmehr der Ansicht, dass die hemmende Wirkung der Gelbkörper bis zur Geburt anhalte, dass aber die Ovogenese in gravidis (Original gesperrt gedruckt), obwohl gehemmt, so doch sehr langsam voranschreite. „Dans le cas d'une gestation relativement courte, les conditions climatiques étant favorables à l'individu, cette croissance n'aura pas le temps de se faire sentir: la femelle arrivera à l'époque de l'accouchement avec des ovocytes de petite taille. Toute autre sera la situation chez une femelle dont la gestation aura été étalée sur une période très longue: l'ovogénèse, même ralentie, se faisant, l'accroissement des ovocytes sera sensible."

Meine Sektionsbefunde stehen im Widerspruch zu dieser Erklärung; denn Weibchen aus tiefen Standorten mit relativ kurzer Tragzeit (zwei Jahre) zeigen zur Zeit der Geburt ihrer Jungen weit grössere Eier als Weibchen höherer Lagen mit dreijähriger Tragzeit. Da die Autoren Tiere aus 1100 m (Plan sur Bex) und 1300—1500 m Höhe (Pont du Nant) sammelten, dürften jene Weibchen, die kurz vor der Geburt relativ grosse Eier in den Ovarien enthielten, aus 1100 m Höhe stammen, wo die Tragzeit nach meiner Beobachtung zwei Jahre beträgt und der ovarielle Zyklus einen anderen Grundrhythmus aufweist als in höheren Lagen.

In einer weiteren Arbeit (1964) haben V. und A. VILTER an 178 Weibchen, welche in 1360 bis 1900 m Höhe gesammelt wurden, also an Weibchen mit dreijähriger Tragzeit, nachgewiesen, dass die Gelbkörper während zwei Jahre an Grösse und Zahl mehr oder weniger konstant erhalten bleiben und im dritten Jahr, gegen das Ende der Schwangerschaft, eine starke Reduktion erfahren. Ein

Vergleich mit meinen makroskopischen Befunden an Ovarien von Weibchen aus 1400 und 1700 m Höhe zeigt, dass die Eireifung im August bzw. September des dritten Trächtigkeitsjahres wieder einsetzt, also zu einer Zeit, wo die Gelbkörper bereits in Rückbildung begriffen sind. Es scheint mir nun, entgegen der Ansicht der Autoren VILTER, durchaus denkbar, dass diese Erscheinung auf die Reduktion und damit die allmähliche Aufhebung der hemmenden Wirkung der Gelbkörper zurückzuführen ist. Wenn meine Annahme richtig ist, müssten mikroskopische Untersuchungen zeigen, dass bei Weibchen tiefer Standorte, deren Tragzeit nur zwei Jahre beträgt und deren Eier schon im Juni und Juli des zweiten Trächtigkeitsjahres wieder zu reifen beginnen, die Gelbkörper bereits nach dem ersten Trächtigkeitsjahr eine starke Reduktion erfahren.

Aus den gefundenen Resultaten bezüglich der Trächtigkeitsdauer geht hervor, dass der Nachwuchs von *Salamandra atra*, wie dies schon WUNDERER richtig erkannte, weit geringer ist, als von früheren Autoren bisher angenommen wurde. In der Alpenregion wird jährlich nur etwa ein Viertel, in der Subalpinregion ein Drittel der Weibchen neu trächtig. Dass der Alpensalamander dennoch stellenweise in recht grosser Zahl anzutreffen ist, dürfte wohl verschiedene Gründe haben, wie z.B. das hohe Alter, die ausgesprochene Brutpflege in Form der intrauterinen Entwicklung sowie der Besitz eines äusserst wirksamen Hautgiftes, dessen Toxizität von GESSNER (1943) einer eingehenden Prüfung unterzogen wurde und das die Feinde fast vollständig von ihm abhält. In der Zeit, während welcher ich mich mit dem Alpensalamander beschäftigt habe, ist mir ein einziger Feind dieses Tieres bekannt geworden, der Kolkrabe. Diese Vögel überfallen nach nächtlichen Regenfällen die Alpensalamander im Freien, schlitzen den von Giftdrüsen freien Bauch oder den Kehlboden mit starken Schnabelhieben auf und reissen die Eingeweide heraus, um sie zu fressen. Im Urnerboden erfahren die Alpensalamander durch die Kolkraben eine gewisse Dezimierung, während mir entsprechende Beobachtungen aus anderen, ebenfalls von Kolkraben besiedelten Gebieten fehlen.

Dank der Loslösung von der amphibischen Lebenweise ist *Salamandra atra* nicht auf Laichgewässer angewiesen wie die anderen einheimischen Amphibien, die durch den Menschen leider in zunehmendem Masse ihres Lebensraumes beraubt werden. Dieser Umstand mag wohl wesentlich dazu beitragen, dass der Alpensalamander kaum von der Ausrottung durch den Menschen bedroht ist.

D. ANOMALIEN DER FORTPFLANZUNG

In meinem Material fand ich zahlreiche und mannigfaltige Abweichungen von der Normalentwicklung.

A) *Anomalien der Ovarien und der ableitenden Geschlechtswege*

1. Bei drei Weibchen fand ich in den Ovarien einzelne Eier, die mit zahlreichen dunkelbraunen Flecken gezeichnet waren. Es handelte sich dabei um sklerotisierte Dotterkörner. Einige Eier waren total braun und hart. Gelegentlich fand ich bei der Sektion solche Dottergranula auch im Dotterbrei der Uteri.
2. Bei fünf Weibchen zeigten die beiden Ovarien oedematische Veränderungen. Die Follikel bzw. die reifenden Eier lagen als kleine weisse Kügelchen und hellgelbe Dotterkugeln weit voneinander getrennt im völlig durchsichtigen Gewebe. Solche krankhafte Gewebewucherungen verhindern zum Teil offensichtlich den Eisprung.
3. Bei einem Weibchen wies das rechte Ovar nur einen Drittel der Länge des linken auf. Im übrigen zeigte es aber eine normale Ausbildung und enthielt gleichmässig gereifte Eier.
4. Bei einem 122 mm langen Weibchen waren die Ovarien gar nicht zur Entwicklung gelangt. Die Eileiter und Uteri waren von normaler Länge, aber im Vergleich zu gut entwickelten Eischläuchen sehr dünn.
5. Bei einem Weibchen mündete der linke Eileiter in den unteren Drittel des rechten Eileiters und mit diesem in den rechten Uterus, welcher eine 51 mm lange Larve des Stadiums III enthielt. Der linke Uterus fehlte vollkommen. Ovarien und Nieren waren paarig und normal entwickelt.

B) *Anomalien des Uterusinhaltes*

1. *Beginn der Trächtigkeit in den beiden Uteri in verschiedenen Jahren.*

Bei zahlreichen Weibchen hatten die beiden Uteri ihre Trächtigkeit offensichtlich in verschiedenen Fortpflanzungsperioden, d.h. in verschiedenen Jahren, aufgenommen. Die beobachteten Fälle dieses Anomalietyps erschienen in den folgenden vier Varianten:

a) *Beide Uteri enthielten eine Larve von verschiedenem Entwicklungsgrad.*

Bei einem Weibchen fand ich in dem einen Uterus eine Larve des späten Stadiums III im anderen Uterus eine Larve des späten Stadiums II. In diesem Fall betrug der Altersunterschied der beiden Larven und damit die zeitliche Differenz in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri ein Jahr.

Ueber eine entsprechende Beobachtung berichtete schon WUNDERER (1910), indem er einmal den Embryo des einen Uterus im Stadium II, den

des anderen im Entwicklungsstadium I vorfand (S. 43). v. SCHREIBERS (1833, S. 531) fand „nicht selten", dass das eine Junge schon nahezu geburtsreif war, während das andere noch lange Kiemen besass und von der Dottermasse eingehüllt war. Aehnliche Angaben macht CZERMAK (1843, S. 9), fand er doch „wenigstens 10—12mal" in einem Uterus einen beinahe vollkommen entwickelten Embryo, während der andere einen kaum der Eihülle entschlüpften trug.

Bei den von beiden Autoren beobachteten Fällen dürfte es sich um eine zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri handeln. Da jedoch beide Autoren für *Salamandra atra* mehrere Trächtigkeitsperioden im Jahr annahmen, schätzten sie den Altersunterschied der Larven nur auf einen Bruchteil eines Jahres. Die fehlende Kenntnis von der langen Trächtigkeit des Alpensalamanders und das Fehlen von Messdaten der Entwicklungsstadien in beiden Arbeiten lassen die Beschreibung der Larven als „nahezu geburtsreif" oder „beinahe vollkommen entwickelt" und „kaum der Eihülle entschlüpft" als wenig aussagekräftig erscheinen.

b) *Der eine Uterus enthielt eine Larve des frühen Stadiums III, der andere Uterus dagegen alte oder frische Eier.*

Bei einem Weibchen, das in 1400 m Höhe gesammelt wurde, enthielt der rechte Uterus eine 34 mm lange Larve des frühen Stadiums III, der linke Uterus 53 stark deformierte, aber deutlich voneinander abgrenzbare, harte Eier sowie wenig zähen Dotterbrei von zerfallenen Eiern. Das Embryonalei war unentwickelt, die Dotterkugel trüb und abgeflacht, die Eihülle zähflüssig. Da dieses Muttertier im Frühjahr vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode getötet wurde, konnte mit Sicherheit angenommen werden, dass diese Eier nicht aus dem laufenden, sondern aus dem vergangenen Jahr stammten. Es ergibt sich somit für diesen Fall ein einjähriger Altersunterschied der beiden Uterusinhalte.

Ein anderes Weibchen aus der gleichen Höhenlage enthielt im Juni im linken Uterus eine 35 mm lange Larve des frühen Stadiums III, im rechten Uterus frische Eier. Die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme beider Uteri betrug hier zwei Jahre.

Bei zwei Weibchen aus der subalpinen Stufe fand ich im Juni in dem einen Uterus eine Larve des frühen Stadiums III, also eine Larve, die ihre Entwicklung im Vorjahre begonnen hatte. Der andere Uterus enthielt frische Eier, wobei das Embryonalei in einem dieser Uteri fehlte. In diesen beiden Fällen betrug die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme beider Uteri ein Jahr.

c) *Der eine Uterus war leer; die starke Ueberdehnung und Schlaffheit der Uteruswand liess auf eine Geburt vor kurzer Zeit schliessen; der andere*

Uterus enthielt eine Larve, die ihrem Entwicklungsgrad entsprechend nicht mehr im selben Jahr geboren worden wäre, und deren Entwicklung unmöglich im gleichen Jahr begonnen haben konnte wie das bereits geborene Jungtier.

Diese Anomalie fand ich bei zwei Weibchen, welche anfangs August getötet wurden. Das eine Weibchen stammte aus 1700 m Höhe und enthielt im trächtigen Uterus eine Larve des frühen Stadiums III. Das andere Weibchen stammte aus 650 m Höhe und trug eine 17 mm lange Larve des laufenden Jahres im Stadium II. Die Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme der Uteri betrug für beide Fälle zwei Jahre.

d) *Der eine Uterus trug eine oder zwei Larven des Stadiums III, bzw. II, der andere war leer, spindelförmig und dickwandig, besass also die Gestalt, wie sie sich vor einer neuen Trächtigkeit zeigt oder lange nach einer erfolgten Geburt wieder einstellt.*

Von fünf Weibchen, die in 1700 m Höhe gesammelt und im September, bzw. Oktober seziert wurden, enthielt der trächtige Uterus zweimal eine und einmal zwei Larven des späten Stadiums III, sowie je einmal eine Larve des späten Stadiums II und frühen Stadiums III.

Von zwei Weibchen aus der subalpinen Stufe trug eines im Juli eine Larve des frühen Stadiums III, das andere im September eine Larve des Stadiums II vom laufenden Jahr.

Obwohl in diesen sieben Fällen ganz offensichtlich eine Zeitdifferenz in der Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri besteht, möchte ich mich nicht auf eine genaue Datierung derselben festlegen, da ich nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob diese Weibchen im Vorjahr oder schon früher einseitig gebaren, oder ob diese leeren Uteri überhaupt keine Eier empfangen hatten.

Welches sind nun die Ursachen, die dazu führen, dass die beiden Uteri eines Weibchens zu verschiedenen Fortpflanzungsperioden trächtig werden?

Die Erklärung von v. SCHREIBERS (1833) für die von ihm beobachteten Fälle, welche ich dem zur Diskussion stehenden Anomalietyp zuordne, erscheint mir nicht stichhaltig. Er glaubt nämlich, die Verschiedenheit im Entwicklungsgrad werde „durch das spätere zufällige Absterben oder verhinderte Entwickeln des ursprünglich vorgereiften Eyes in den frühern Stadien der Evolution und durch das Eintreten eines andern, minder vorgerückten an dessen Stelle, veranlasst“ (S. 531). Wir haben aber schon früher gesehen, dass nur Embryonaleier entwicklungsfähig sind; bei einem Entwicklungsausfall kann daher kein Embryotrophei an dessen Stelle rücken. Ein Embryonalei könnte bestenfalls in jenen Fällen durch ein anderes Embryonalei ersetzt werden, wo ein Uterus zwei Embryonaleier empfangen hatte, wobei aber kein so ausgeprägter Entwicklungsunterschied auftreten würde, wie aus der Beschreibung von v. SCHREIBERS zu entnehmen ist.

Ebensowenig kann ich mich den Ausführungen Czermaks (1843) anschliessen. Der Autor macht für die von ihm beobachteten Fälle einen einseitigen Abortus verantwortlich und fährt fort: „Da der Consensus zwischen Uterus und Ovarium erwiesen ist, so werden wir sehr leicht erklären, wie dieser zweite kleine Embryo entstanden sey. Ich meine, dass bey der aufhörenden Verrichtung des Uterus der einen Seite, durch Statt gefundene Ausscheidung des Embryo, die Thätigkeit des Eyerstockes wieder sich hervorhob, und auf diese Weise eine neue Einsaat geschah“ (S. 9). Dass gelegentlich ein einseitiger Abortus zu dieser Anomalie führen kann, ist denkbar. Dagegen bestreite ich die Erklärung für die Entstehungsweise dieses „zweiten, kleinen Embryo“. Ich fand nämlich bei keiner der von mir beobachteten Anomalien, auch nicht bei den übrigen Weibchen, ein ungleichzeitiges Reifen der Follikel in beiden Ovarien, sondern immer beide Ovarien im gleichen Entwicklungszustand. Die Uteri können, wie wir gesehen haben, wohl zu verschiedenen Jahren, d.h. unabhängig voneinander, trächtig werden, die Ovarien funktionieren dagegen stets miteinander. Es besteht daher auch kein strenger Consensus zwischen Uterus und Ovar der gleichen Seite. Bei einem eventuellen Abortus oder durch andere Ursachen bedingte Entwicklungsausfälle kann daher der betroffene Uterus frühestens zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode trächtig werden, wobei aber beide Ovarien ovulieren. Es ist mir aufgefallen, dass in solchen Fällen in den Ovarien nur etwa halb so viele Eier als üblich heranreifen, so dass der eine, neu trächtig werdende Uterus etwa gleich viele Eier empfängt wie im Normalfall.

Wunderer (1910) fand unter 5846 Weibchen ein einziges Mal ein ungleichzeitiges Heranreifen der beiden Ovarien und taxierte diese Erscheinung mit Recht als Anomalie der Ovarien. Dass die Abnormität in diesem Fall auch eine Anomalie des Uterusinhaltes zur Folge hatte, ist zwingend.

Als Ursache für die zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme kommen in Frage:

— Das Fehlen eines Embryonaleies infolge mangelnder Ausbildung der für die Entwicklung erforderlichen Gallerthülle. Eine entsprechende Beobachtung habe ich schon oben erwähnt und werde weitere solche Fälle bei der Besprechung anderer Anomalien noch anfügen.

— Sekundäre Verlagerung des Embryonaleies vor erfolgter Befruchtung, so dass die Spermien das Embryonalei nicht mehr erreichen können.

— Einseitige Zuteilung der Eier in einen Uterus. Wunderer (1910) führt einen derartigen Fall an. Der eine Uterus enthielt einen Embryo des laufenden Jahres; die Dottermasse dieses Uterus war im Vergleich zum normalen Befund nahezu verdoppelt. Im anderen Uterus war nur trübe Flüssigkeit vorhanden. Beide Ovarien zeigten aber im gleichen Masse Spuren der Ovulation. Die einseitige Zuteilung der Eier könnte vielleicht die Folge ungleichzeitiger Geburt gleichaltriger

Larven sein. Unter der Richtigkeit der Annahme, dass Weibchen tiefer Standorte wenigstens ausnahmsweise im Jahr der Niederkunft wieder ovulieren, wäre denkbar, dass nach der frühzeitigen Geburt der einen Larve im Herbst die Ovulation in der neuen Fortpflanzungsperiode des folgenden Jahres zu einer Zeit stattfindet, wo der andere Uterus noch trächtig ist.

— Absterben des Embryonaleies auf einer frühen Entwicklungsstufe.

— Absterben einer Larve in einem späten Entwicklungsstadium, so dass diese, infolge der durch ihre Grösse entstandene Ueberdehnung der Uteruswand, nicht mehr aktiv vom Muttertier ausgestossen werden kann. Entsprechende Beobachtungen habe ich gemacht. In vier Uteri fand ich eine, in einem Uterus zwei grosse Larven, die schon stark verwest waren, einmal gar nur noch Knochenreste einer offensichtlich grösseren Larve.

— Einseitiger Abortus. Diese Möglichkeit halte ich anhand meiner Befunde allerdings für wenig wahrscheinlich, da abgestorbene Larven offensichtlich zurückbehalten werden. Dasselbe trifft auch für den Inhalt jener Uteri zu, die kein Embryonalei empfangen hatten oder deren Embryonalei aus einem bestimmten Grunde sich nicht normal entwickelt hatte. In solchen Fällen sind die Eier nach einem Jahr noch deutlich voneinander abgrenzbar oder teilweise zu einem zähflüssigen Dotterbrei verschmolzen vorzufinden, während sie im zweiten Jahr nach der Ovulation nur noch einen durch Wasserentzug klein und hart gewordenen Dotterpfropf bilden. Obwohl solche Dotterpfropfe in den Uteri eine mehr zentrale Lage einnehmen und bei einer neuen Eiablösung wahrscheinlich vom Embryonalei umgangen werden können, muss doch damit gerechnet werden, dass dem Embryonalei der Weg zum kaudalen Uterusabschnitt verwehrt werden kann, was eine weitere zeitliche Verschiebung in der Trächtigkeitsaufnahme zur Folge hätte. Diese Beobachtungen drängen die Vermutung auf, dass die Weibchen von *Salamandra atra* nicht in der Lage sind, fehlentwickelte Uterusinhalte aktiv auszustossen.

Interessant ist die Tatsache, dass Weibchen, deren Uteri in verschiedenen Jahren trächtig werden, die Eireife bis zur Ovulation innerhalb eines oder innerhalb von zwei Jahren abschliessen können, während im Normalfall der ovarielle Zyklus drei Jahre auf 650 m und 1000 m Höhe und vier Jahre auf 1400 m und 1700 m Höhe umfasst.

2. *Grössenunterschiede gleichaltriger Larven und ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere.*

Bei zahlreichen Weibchen hatten die beiden Larven ihre Entwicklung offensichtlich zur gleichen Fortpflanzungsperiode begonnen, zeigten aber einen beträchtlichen Grössenunterschied, oder der eine Uterus war leer, der andere enthielt eine Larve des späten Stadiums III, die Zeichen der bevorstehenden Metamorphose aufwies.

a) *Grössenunterschiede bei gleichaltrigen Larven eines Muttertieres.*

Diese Variante beobachtete ich bei 25 Weibchen, bei denen die Grösse der beiden Larven Differenzen von wenigstens 4 mm aufwies:

Drei Weibchen trugen Larven des mittleren Stadiums II und ein Weibchen Larven des frühen Stadiums II vom laufenden Jahr. Die Grössenunterschiede zwischen den beiden Larven des gleichen Muttertieres betrugen je 4, 5, 6 und 7 mm.

Zehn Weibchen trugen Larven des frühen Stadiums III, wobei der Grössenunterschied dreimal 4 mm, je zweimal 5 und 6 mm, sowie je einmal 8, 9 und 13 mm betrug.

Bei fünf Weibchen standen die Larven im mittleren Stadium III und zeigten dreimal 4 mm und je einmal 6 und 12 mm Grössenunterschied.

Die restlichen sechs Weibchen trugen Larven des späten Stadiums III, deren Grössenunterschied zweimal 4 mm, einmal 5 mm, zweimal 8 mm und einmal 10 mm betrug.

b) *Ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere.*

Ungleichzeitige Geburten von Jungtieren, die ihre Entwicklung zur selben Fortpflanzungsperiode begonnen hatten, fand ich in 13 Fällen:

Neun Weibchen, welche im Mai und Juni getötet wurden, besassen einen leeren, grossen, schlaffen Uterus, dessen Jungtier kürzlich geboren worden war, während der andere Uterus eine und zweimal zwei Larven des späten Stadiums III enthielt. Der stark oder ganz resorbierte Flossensaum des Schwanzes und die teilweise resorbierten Kiemen liessen auf das bevorstehende Ende der Metamorphose schliessen. Diese Larven wären mit Sicherheit im Verlaufe einiger Tage oder weniger Wochen geboren worden.

Zwei Weibchen aus 1400 m und 1700 m Höhe zeigten im August einen leeren, schlaffen Uterus, während der andere Uterus eine Larve des späten Stadiums III trug, deren Flossensaum schon stark resorbiert war. Die Kiemen wiesen erst an den äussersten Spitzen Zeichen der Reduktion auf und massen noch 12, bzw. 11 mm. Ich schliesse in diesen beiden Fällen die Möglichkeit nicht aus, dass die Kiemenreduktion nicht mehr vor der Winterpause abgeschlossen worden und die Geburt dieser beiden Larven erst im folgenden Frühjar erfolgt wäre.

Die restlichen beiden Weibchen wurden im Mai getötet und enthielten im trächtigen Uterus eine Larve des späten Stadiums III, davon eine mit stark reduzierten Kiemen. Der nichtträchtige Uterus war klein und stark kontrahiert. Ich vermute, dass das eine Junge dieser Weibchen im Herbst des Vorjahres frühzeitig geboren worden war.

Wunderer (1910) ist der Ansicht, dass die Differenz in der Grösse gleichaltriger Larven erst im Laufe und vorwiegend gegen das Ende der Entwicklung zustandekomme, während er eine solche für das Stadium I ausschliesst. Dabei vermutet er die folgenden zwei Möglichkeiten:

1. grössere Eier, welche vielleicht auch zu grösseren und kräftigeren Embryonen heranwachsen.
2. ein ungleiches Nahrungsmaterial, da bedeutende Differenzen in der Zahl der in den Uteri befindlichen Embryotropheier nicht selten seien (S. 44).

Während ich die Ansicht in bezug auf den zweiten Punkt teile, steht die erste Vermutung an sich schon im Widerspruch zu der Behauptung, dass sich Grössendifferenzen erst im Laufe der späteren Entwicklung herausbilden sollten. Da Wunderer unter kleinen Eiern solche mit weniger Dottermaterial, d.h. Embryonaleier mit kleiner Dotterkugel versteht, müssten diese auch kleinere Embryonen bilden und damit auch schon zu einer Grössendifferenz im Stadium I führen. Obwohl ich nie einen Unterschied im Durchmesser der Dotterkugeln der Embryonaleier eines Weibchens gefunden habe, möchte ich doch diese Möglichkeit nicht ausschliessen. Allerdings ist zu erwarten, dass sich die Grössendifferenz der Larven, welche auf diese Ursache zurückzuführen wäre, nach dem Uebertritt in das Stadium II, d.h. in die Phase der aktiven Nahrungsaufnahme, wieder ausgleichen könnte.

Dass Unterschiede in der Grösse zweier Larven eines Muttertieres, entgegen der Behauptung von Wunderer, schon im Stadium I auftreten, habe ich in einigen Fällen beobachtet. Da die Embryonen in diesem Stadium noch klein sind, ist auch ein vorhandener Grössenunterschied entsprechend gering und ohne Messung leicht zu übersehen. Immer fand ich einen Grössenunterschied in jenen Fällen, wo ein Uterus zwei Embryonaleier empfangen hatte. Das zweite Embryonalei besass infolge der beschränkten Gallertproduktion der Eileiter stets eine etwas geringer ausgebildete Gallerthülle und war daher etwa 1 mm kleiner als das an erster Stelle abgestiegene Embryonalei. Wenn ich nun in der Folge von einem kleineren und grösseren Embryonalei spreche, so beziehe ich die Dimensionen auf den Gesamtdurchmesser des Eies und nicht wie Wunderer auf den Durchmesser der Dotterkugel, den ich in allen Fällen gleich fand. Die Sektionsbefunde zeigten deutlich, dass sich aus kleineren Embryonaleiern kleinere Larven entwickeln. Der Grund hierfür liegt darin, dass sich bei kleineren Eiern nach der Befruchtung der Flüssigkeitsraum zwischen Dotterkugel und Eihülle nur gering ausbildet, während sich die Hülle der grossen Embryonaleier bedeutend stärker ausweitet. Die geringe Dehnungsfähigkeit der Hülle von kleinen Embryonaleiern führt schon sehr früh zu einem Raummangel für die sich entwickelnde Larve, indem sich diese nicht strecken kann, in eine enge Krümmung gezwängt und offensichtlich im Wachstum behindert wird. Dass eine zu enge Gallerthülle gar

zu Missbildungen der Larve führen kann, werde ich später genauer erörtern. Bis die beiden Larven eines Uterus schlüpfreif geworden sind, kann sich schon ein Grössenunterschied von 2 bis 3 mm herausgebildet haben.

Bezeichnend ist nun ferner, dass die Hüllen kleinerer Eier dem Verflüssigungsprozess länger standhalten als die Hüllen grösserer Embryonaleier. Das hat zur Folge, dass die eine Larve noch in der Eihülle eingeschlossen bleibt, wenn der Partner des gleichen Uterus schon ausgeschlüpft ist und aktiv Nahrung aufnimmt. Dadurch ergibt sich abermals ein Wachstumsvorsprung der grösseren Larve, der wohl von der kleineren kaum mehr aufgeholt werden kann.

Bei Larven des Stadiums II liess sich sehr schön feststellen, dass ein ungleich rasches Aufzehren des Nahrungsdotters das Wachstum beinflusst. So fand ich nicht selten in dem einen Uterus eine etwas grössere, dick vollgefressene Larve und wenig Dotterbrei, im anderen Uterus eine etwas kleinere, schlankere Larve und mehr Dottermaterial. Gelegentlich hatte die eine Larve allen Dotterbrei aufgefressen und war ins frühe Stadium III übergetreten, während die andere, etwas kleinere Larve noch über einen geringen Dottervorrat verfügte. Ich glaube aber, dass in diesen Fällen mit ungleich raschem Aufzehren des Dotters aber gleichem Dotterangebot die kleinere Larve ihren Wachstumsrückstand infolge des ihr noch zur Verfügung stehenden Dotterrestes wieder aufholen kann. Es würde sich somit nur um eine vorübergehende Grössendifferenz der beiden Larven handeln. Ein bleibender Grössenunterschied ergibt sich dagegen in jenen Fällen, wo ein quantitativer Unterschied des Nahrungsmaterials besteht, d.h. wo eine bedeutende Differenz in der Eizahl oder im Anteil von kleineren und grösseren Eiern der beiden Uteri bestanden hatte. Bezeichnend ist in solchen, wie auch in den Fällen mit ungleichmässiger Nahrungsaufnahme bei gleichem Nahrungsangebot, dass die Menge der aufgenommenen, bzw. zur Verfügung stehenden Nahrung das Wachstum in bezug auf die Körperdimensionen, nicht aber in bezug auf den Entwicklungsgrad der Larven beeinflusst. Zeitliche Verschiebungen in der Nahrungsaufnahme und im Uebertritt vom späten Stadium II zum frühen Stadium III sind nicht so ausgeprägt, dass ein äusserlich sichtbarer Unterschied im Entwicklungsgrad der beiden Larven auftreten würde. Diese Fälle unterscheiden sich daher ganz deutlich von Fällen mit Grössenunterschieden, die infolge der Trächtigkeitsaufnahme zu verschiedenen Fortpflanzungsperioden zustandegekommen sind und durch einen sehr ausgeprägten Unterschied im Entwicklungsgrad der beiden Larven gekennzeichnet sind.

Die Abhängigkeit der Grössenzunahme vom Nahrungsangebot kam auch in jenen Fällen zum Ausdruck, wo der eine Uterus eine, der andere zwei Larven enthielt. Die Einzellarve war durchwegs grösser als die beiden anderen Larven, welche das Nahrungsmaterial unter sich teilen mussten, wobei diese Teilung oft auch nicht gleichmässig erfolgte, so dass letztere auch ihrerseits wieder Grössenunterschiede aufwiesen.

In gewissen Fällen dürfte wohl die geringe Entwicklung der Kiemen bei einer Larve zu der Grössendifferenz der beiden Jungtiere geführt haben. Da die Kiemen, besonders im Stadium III, nicht nur respiratorische, sondern auch nutritive Funktion ausüben, ist denkbar, dass kürzere Kiemen mit kleinerer resorbierenden Fläche ein geringeres Wachstum zur Folge haben.

Ferner ist an die Möglichkeit zu denken, dass die Grössenunterschiede im Stadium III sich dadurch herausbilden können, dass die beiden Uteri eines Muttertieres verschieden stark sezernieren, wodurch das ungleiche Angebot an eiweissreicher Uterusflüssigkeit die Wachstumszunahme beeinflussen könnte.

Bei jenen drei Weibchen, deren beide Larven Grössenunterschiede von 10, 12 und 13 mm aufwiesen, stellt sich die Frage, ob der enorme Grössenunterschied nicht auf eine hormonale oder sonstige organische Störung bei der kleineren Larve zurückzuführen ist. Dass solche kleine Formen aber die Metamorphose beenden können, bewies mir der Fund eines neugeborenen, nur 39 mm messenden Alpensalamanders. Dieses Tierchen war vollkommen harmonisch gestaltet und sehr lebhaft.

Welches sind nun die Ursachen, die zu einer ungleichzeitigen Geburt gleichaltriger Alpensalamander führen?

Wie mir Beobachtungen im Terrarium an isoliert gehaltenen Weibchen zeigten, sind die Fälle von ungleichzeitiger Geburt der beiden Jungen häufiger als von gleichzeitiger Geburt. Die Zeitdifferenz betrug meistens einen Tag, häufig zwei bis drei Tage, in einem Fall sechs Tage. Ich nehme an, dass die ungleichzeitige Geburt im oben erwähnten Zeitraum einen normalen Vorgang und keine Anomalie darstellt. Dem Normalfall stehen aber jene Fälle gegenüber, bei denen zwischen der Geburt der beiden Jungen Wochen vergehen, oder bei denen das eine Junge frühzeitig im Herbst geboren wird, während das andere noch im Mutterleib überwintert und erst im Frühling des folgenden Jahres zur Welt kommt.

Ich vermute, dass ungleichzeitige Geburten mit grossem zeitlichen Zwischenraum die Folge von ungleichen Grössen der beiden Larven eines Muttertieres sind. Durch den verlängerten Aufenthalt im Uterus würde dem schwächeren Jungen mehr Widerstandkraft verliehen.

3. *Einseitige und doppelseitige Anomalien des Uterusinhaltes in Form von toten oder missgebildeten Larven und ausgebliebener Entwicklung.*

Ich möchte an dieser Stelle betonen, dass alle beschriebenen missgebildeten Larven lebten.

a) *Einseitige Anomalien*

Bei sieben Weibchen fand ich neben einem leeren Uterus zweimal eine tote Larve des Stadiums III, dreimal zähen Dotterbrei, aber keine Larve

und zweimal eine missgebildete Larve, aber weder Embryotropheier noch Dotterbrei.

Die Ursachen, welche zum Tod der beiden Larven geführt haben, kenne ich nicht. Der Grad ihrer Verwesung liess darauf schliessen, dass sie schon längere Zeit vor der Sektion gestorben waren. In jenen Uteri, die nur zähen Dotterbrei enthielten, liessen sich keine Anzeichen einer vorangegangenen Entwicklung nachweisen. Es ist möglich, dass sie gar kein Embryonalei empfangen hatten oder dass die Befruchtung desselben ausblieb. Bei den letztgenannten Fällen hatte der eine Uterus der betreffenden Muttertiere ganz offensichtlich nur ein Embryonalei, aber keine Embryotropheier empfangen. Die Ursache der Missbildung liegt wohl in der zu engen Umschliessung des Embryonaleies durch die Uteruswand, da diese infolge des unterbliebenen Eintrittes von Embryotropheiern nicht gedehnt worden war und daher einen konstant starken Muskeldruck auf das Embryonalei ausübte. Da die beiden Larven keinen Dotter zur Verfügung hatten, konnten sie auch nicht wachsen und massen entsprechend nur 9 und 5 mm. Die schwarze Pigmentierung der kleineren Larve sowie der Ausbildungsgrad ihres Kopfes lassen keinen Zweifel offen, dass es sich hierbei um eine zwei- wenn nicht gar dreijährige Missbildung handeln muss.

Zwölf Weibchen trugen in dem einen Uterus eine missgebildete Larve und Dotterbrei, in dem anderen Uterus eine normal entwickelte Larve, die viermal im Stadium III und achtmal im Stadium II stand. Nur zwei der missgebildeten Larven hatten Nahrungsdotter aufgenommen. Sie zeigten einen unproportionierten, gedrungenen Körperwuchs. Die anderen Missbildungen waren gekennzeichnet durch einen stark aufgetriebenen, durchsichtigen Bauch sowie durch das Fehlen von Kiemen und Extremitäten oder durch starke Körperdeformationen. Da ihre Mundöffnung nicht durchgebrochen war, hatten sie keine Nahrung aufnehmen können und waren entsprechend klein (6 bis 11 mm).

Bei drei Weibchen enthielt der eine Uterus eine missgebildete Larve, aber keinen Dotterbrei, der andere Uterus barg eine normal entwickelte Larve, die zweimal im Stadium III und einmal im Stadium II stand. Bei diesen drei Weibchen hatte der eine Uterus also nur ein Embryonalei, aber keine Embryotropheier empfangen, so dass die Entwicklung desselben wohl unter der Muskelkontraktion der Uteruswand zu leiden hatte und zu einer Missbildung führte.

Sechs Weibchen bargen in dem einen Uterus einen kleinen, harten Dotterpfropf oder zähen Dotterbrei, während der andere Uterus eine normal entwickelte Larve des Stadiums III trug. Der Dotter enthielt keine Reste von Larven und stammte mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der gleichen Fortpflanzungsperiode wie die Larve der trächtigen Uteri. Die fehlende

Entwicklung ist wohl auf die fehlende Ausbildung eines Embryonaleies zurückzuführen.

Fünf Einzelfälle zeigten folgenden Befund:

1. Der linke Uterus enthielt eine Larve des frühen Stadiums III, der rechte Uterus ein Embryonalei und 46 Embryotropheier. Alle Eier stammten aus dem Vorjahre und waren abgestorben.

2. Der linke Uterus enthielt eine stark verweste Larve des Stadiums II, der rechte Uterus eine normal entwickelte Larve des Stadiums II.

3. Der linke Uterus enthielt eine tote Larve des Stadiums III, die Zeichen der beginnenden Zersetzung trug, der rechte Uterus trug eine normal entwickelte Larve des Stadiums III.

4. Der linke Uterus enthielt nur noch Knochenreste einer offensichtlich grösseren Larve und wenig trübe Flüssigkeit, der rechte Uterus barg eine normal entwickelte Larve des späten Stadiums III.

5. Der rechte Uterus enthielt eine normal entwickelte Larve des Stadiums III, der linke Uterus war leer und klein. Er wurde von einem 2 cm langen, durch Bindegewebe am Enddarm fixierten, unförmigen Gewebeklumpen überlagert und vollkommen verdrängt. Diese Ueberlagerung hatte einen Dauerausfall dieses Uterus zur Folge. Ich glaube kaum, dass diese extrauterine Missbildung, welche deutlich eine starre, zum Teil frei liegende Wirbelsäule erkennen liess, auf ein Embryonalei zurückzuführen ist, das sich frei in der Leibeshöhle entwickelt hatte. Es könnte sich bei diesem unorganisierten Gebilde um eine eingeschlossene Zwillingsfrucht *(foetus in foetu)* des Muttertieres handeln.

Ich möchte hier noch eine Beobachtung mitteilen, die ich an Embryonaleiern mit Schwanzknospenstadien gemacht habe, welche zur weiteren Aufzucht in 0,7%ige Kochsalzlösung gebracht wurden. Es hat sich gezeigt, dass Embryonaleier mit zu enger Gallerthülle, d.h. Eier mit kleinem Flüssigkeitsraum, oft zu Missbildungen führen. Bei einem Embryo im Schwanzknospenstadium konnte ich verfolgen, wie im Verlauf des weiteren Wachstums der Kopf seitlich gegen die rechte Flanke gedrückt wurde, während die Anlage des Schwanzes nach ventral und kranial auswuchs. Das satte Anliegen der rechten Kopfseite auf der rechten Flanke hatte zur Folge, dass die Ausbildung der Kiemen auf der betreffenden Seite unterdrückt wurde. Ich bin daher der Ansicht, dass viele der in den Uteri gefundenen Missbildungen auf Eier mit zu enger Hülle zurückzuführen sind. Hierzu dürften wohl namentlich jene Missbildungen zählen, die starke Lordosen oder Skoliosen der Rumpfwirbelsäule aufweisen, deren Schwanz nach ventral oder dorsal versteift ist oder in eine seitliche Spirale ausläuft und deren Kiemen nur einseitig voll entwickelt sind.

b) *Doppelseitige Anomalien*

Bei vier Weibchen fand ich in beiden Uteri Eier aus dem Vorjahre, die stark deformiert und hart oder zum Teil zu Dotterbrei zerfallen waren. Die Dotterkugel der Embryonaleier war trüb, die Eihülle zähflüssig. Zwei dieser vier Weibchen enthielten in einem Uterus kein Embryonalei. In diesen vier Fällen konnte die Ursache der ausgebliebenen Entwicklung auf den Mangel an Spermien in den Receptacula seminis zurückgeführt werden. Jene beiden Uteri, die kein Embryonalei enthielten, hätten auch beim Vorhandensein von Spermien einen Entwicklungsausfall erlitten.

Zwei Weibchen, die im Herbst getötet wurden, enthielten in beiden Uteri je ein Embryonalei und Embryotropheier des laufenden Jahres; alle Eier waren abgestorben. Während eines dieser Weibchen ebenfalls keine Spermien im Receptaculum seminis enthielt, so dass eine Befruchtung ausbleiben musste, konnte ich beim andern Weibchen lebende Spermien in den Samenschläuchen nachweisen. Ich nehme an, dass dieses Weibchen zur Zeit der Ovulation keinen Spermavorrat mehr besass und erst zu einem Zeitpunkt neu begattet wurde, als die beiden Embryonaleier schon abgestorben und nicht mehr befruchtungsfähig waren.

Ein Weibchen enthielt im linken Uterus viel Dotterbrei, im rechten Uterus eine tote Larve des frühen Stadiums III. Da sich im Dotterbrei des linken Uterus keine Gallerte vorfand, die als Rest einer Eihülle hätte gewertet werden können, muss angenommen werden, dass der betreffende Uterus kein Embryonalei empfangen hatte. Die tote Larve des rechten Uterus war offenbar das Opfer ihrer Fressgier geworden. Ihr Bauch war durch übermässige Dotteraufnahme extrem dick und überdehnt worden, so dass ein Riss in der Flanke entstanden war.

Ein anderes Weibchen enthielt im Herbst im linken Uterus Eier des laufenden Jahres, aber kein Embryonalei. Der rechte Uterus enthielt eine in Verwesung begriffene Larve und in trüber, übelriechender Flüssigkeit eingelagert wenig körnigen Dotterbrei. Die Larve befand sich — Kopf und Rumpf eng S-förmig zusammengekrümmt — in Querlage und wurde in dieser Stellung durch die Uteruswand offensichtlich fixiert. Die dadurch entstandene starke und im Verlaufe der Nahrungsaufnahme grösser werdende Ueberdehnung der rechten, nach aussen gebogenen Bauchregion führte zum Bersten der Bauchwand, damit zum Austritt der Eingeweide und zum pränatalen Tod.

4. *Mehr als eine Larve in einem oder in beiden Uteri*

Der folgende Anomalietyp umfasst all jene Weibchen, welche, vom Normalfall abweichend, mehr als zwei Larven zur Entwicklung brachten. Mehr als eine Larve

in einem oder in beiden Uteri traf ich in 27 Fällen. Dabei zeigten sich folgende Befunde:

a) Bei zehn Weibchen enthielten beide Uteri je zwei normal entwickelte Larven, davon je viermal im Stadium I und II und zweimal im Stadium III.
b) Sechs Weibchen brachten in dem einen Uterus eine, in dem anderen zwei normale Larven zur Entwicklung, die zweimal im Stadium II und viermal im Stadium III standen.
c) Bei drei Weibchen war der eine Uterus leer, der andere barg zwei normal entwickelte Larven des Stadiums III.
d) In zwei Fällen fand ich in dem einen Uterus neben einer normal entwickelten Larve eine Missbildung vor, während der andere Uterus zwei normale Larven enthielt; die Larven standen im Stadium II bzw. Stadium III.
e) Die restlichen sechs Fälle wurden je einmal beobachtet und zeigten folgendes Bild:

1. Linker Uterus mit drei, rechter Uterus mit einer Larve; alle vier Larven standen im Stadium II und waren normal entwickelt.
2. Linker Uterus mit drei missgebildeten Larven des Stadiums II, wovon zwei kugelige Gestalt besassen; der rechte Uterus war leer.
3. Linker Uterus mit zwei toten Larven des Stadiums III, die wohl als Folge der gering entwickelten Kiemen gestorben waren; rechter Uterus mit einer normal entwickelten Larve des Stadiums III.
4. Der linke Uterus enthielt in viel Dotterbrei eingelagert eine normale und eine missgebildete Larve des Stadiums II, der rechte Uterus war leer.
5. Der linke Uterus war mit viel Dotterbrei angefüllt, liess aber keine vorausgegangene Entwicklung feststellen, der rechte Uterus barg zwei normal entwickelte Larven des Stadiums III.
6. Der linke Uterus enthielt eine normale und eine missgebildete Larve, der rechte Uterus eine normalentwickelte Larve. Alle Larven standen im Stadium II.

Die Tatsache, dass gelegentlich zwei Larven in einem Uterus zu finden sind, wurde von früheren Autoren mit der Annahme begründet, dass sich neben einem Embryonalei auch ein Embryotrophei entwickeln könne. Diese Annahme habe ich schon im vorausgehenden Kapitel widerlegt.

Wunderer (1910) fand in drei Uteri je zwei Embryonen in der gleichen Eihülle vor. Diese Beobachtung veranlasste ihn zu der Behauptung, dass eine Mehrzahl von Embryonen älterer Stadien auf eine Mehrzahl von Embryonen in einem und demselben Embryonalei, also zwei ältere Embryonen auf eineiige

Zwillinge zurückzuführen seien. Diese Anomalie entstehe dadurch, dass durch irgend einen Zufall zwei Eier in eine Hülle geraten. Da bei *Salamandra atra* die Eier häufig von verschiedener Grösse sind, sei es naheliegend, dass es um so eher zur Bildung von eineiigen Zwillingen komme, je kleiner die abgelösten Eier seien, welche zuerst im Ovidukt kaudalwärts vorrücken. Ebenso naheliegend sei es, dass die Möglichkeit für die Entstehung einer Missbildung mit der Zunahme der Zahl der Embryonen in einer Hülle wächst, nicht nur deshalb, weil kleine Eier die Entstehung dieser Anomalie zu begünstigen scheinen, sondern auch weil die Embryonen in dem dürftigen Raume sich an der Entwicklung gegenseitig behindern (S. 49).

Obwohl ich nie zwei Eier oder zwei Larven in einer gemeinsamen Hülle angetroffen habe, möchte ich das gelegentliche Vorkommen dieser Erscheinung nicht bezweifeln. Dagegen dürfen solche Doppelbildungen nicht als eineiige Zwillinge bezeichnet werden, da die Larven, wie aus der Beschreibung von WUNDERER zu entnehmen ist, aus zwei verschienenen Eizellen hervorgehen. WUNDERERS Erklärung für die Entstehungsweise von zwei Larven in einem Uterus erachte ich nur in den wenigsten Fällen als zutreffend. Dass die Bildung von „eineiigen Zwillingen" um so häufiger auftrete, je kleiner die abgelösten Eier seien, bezweifle ich insofern, als die kleinen Eizellen wohl kaum eine normale Entwicklungsfähigkeit besitzen.

Die Sektionsbefunde an Uteri mit ungefurchten Eiern, Embryonen oder Larven des Stadiums I haben mir bewiesen, dass im Normalfall eine Mehrzahl von Larven auf eine Mehrzahl von Embryonaleiern zurückzuführen ist. Missbildungen, welche neben einer normal entwickelten Larve vorkommen, gehen ebenfalls aus Embryonaleiern und nicht aus Embryotropheiern hervor. Die Bezeichnung einer Missbildung als „Nebenembryo" im Sinne von SCHWALBE (1896) oder als „Abortivembryo" im Sinne von KAMMERER (1904) im Gegensatz zu einem „Hauptembryo" ist daher nicht berechtigt.

Die Angabe FATIOS (1872), wonach in jenen Fällen, wo zwei Larven in einem Uterus heranreifen, die eine Larve absterben und der anderen als Nahrung dienen soll, kann ich nicht bestätigen.

Ebensowenig trifft die Behauptung verschiedener Autoren zu, dass der Alpensalamander ab 1000 m Höhe regelmässig nur noch zwei Junge zur Entwicklung bringe. Eine Vielzahl von Larven lässt sich in jeder Höhenlage beobachten.

Die Ergebnisse KAMMERERS (1908) über „freiwilliges Larvengebären", sowie die „Vererbung der Fortpflanzungsveränderungen" bei *Salamandra atra*, nach welcher bei „habituell gewordenem Larvengebären" drei bis neun Larven bei einer Trächtigkeitsperiode resultieren sollen, sind nicht haltbar. Es gelang mir auch nicht ein einziges Mal, unter den von KAMMERER angegebenen Versuchsbedingungen ein Weibchen zur Ablage von Larven ins Wasser zu zwingen. Es ist mir auch völlig unklar, wie „drei bis neun Larven von 35 bis 45 mm Totallänge"

(S. 47) in den beiden Uteri eines Weibchens Platz finden sollten. Ich pflichte daher, soweit die Untersuchungen den Alpensalamander betreffen, der Aussage GOLDSCHMIDTS (1959, S. 149) über den „Fall KAMMERER" bei: „Es ist durchaus möglich, dass er einer der grössten Fälscher aller Zeiten war; und es ist ebenso gut möglich, dass er die Natur nur korrigierte, ohne sich klar zu machen, dass so etwas in Betrug ausarten konnte."

IV. DISKUSSION

Die Einzigartigkeit der Fortpflanzungsbiologie des Alpensalamanders wird durch unsere Untersuchungen bestätigt. Sie liegt zur Hauptsache in den folgenden Punkten:

— der vollkommenen Viviparie, welche auch die Metamorphose in den Mutterleib verlegt.
— der Art der intrauterinen Ernährung, welche physiologisch einer plazentalen Ernährung nahe kommt.
— der vollständigen Unabhängigkeit vom Wasser oder seiner Nähe.
— der ausserordentlich geringen Fortpflanzungsrate, welche bedingt ist
  = einerseits durch die extrem geringe Zahl der Jungen pro Fortpflanzungsperiode (2)
  = andererseits durch die extrem lange Dauer des Entwicklungszyklus (drei und vier Jahre).

In allen diesen Punkten steht *Salamandra atra* unter den europäischen Amphibien einzig da.

Die Beobachtungen des Paarungsverhaltens haben ergeben, dass die früheren Literaturangaben nur einen kleinen Ausschnitt des gesamten Paarungsablaufes schildern, zum Teil falsch sind oder Männchenpaarungen betreffen.

Die widersprüchlichen Aussagen bezüglich Trächtigkeitsaufnahme und Trächtigkeitsdauer ergeben sich vor allem dadurch, dass frühere Autoren, mit Ausnahme von WUNDERER (1910), für *S. atra* eine zeitlich nicht begrenzte Trächtigkeitsaufnahme annahmen und auf eine oder mehrere Trächtigkeiten pro Jahr schlossen.

Die Sektionsbefunde haben demgegenüber ergeben, dass die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme in 1000—1700 m Höhe an den Monat Juni gebunden ist und sich in 650 m Höhe auf die Zeit von Mitte Mai bis Ende Juni beschränkt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Fortpflanzung in Jahren mit ausgesprochen starken Schneefällen und kalter Witterung erst im Monat Juli einsetzt und sich in grossen Höhen gar in den Monat August erstreckt.

Im Gegensatz zur Zeit der Trächtigkeitsaufnahme der Weibchen ist die Paarungszeit sehr ausgedehnt und erstreckt sich von Mitte oder Ende Mai bis

Mitte August. Die Männchen zeichnen sich durch eine sehr grosse Spermaproduktion aus, welche mit zunehmendem Alter noch wesentlich ansteigt, indem neue Hodenpaare angelegt werden. Es wurden bis zu fünf Paar funktionstüchtiger Hoden gefunden. Ueber die segmentierten männlichen Geschlechtsorgane wird in einer separaten Publikation berichtet werden.

Die Zahl der Männchen und der Weibchen fand ich in allen vier untersuchten Höhenlagen annähernd gleich. Kammerer (1904), Wunderer (1910) und Harms (1946) geben jedoch im Geschlechtsverhältnis ein sehr starkes Ueberwiegen der Männchen an (bis 3: 1). Sicher sind lokale Verschiedenheiten im Geschlechtsverhältnis möglich. Dennoch scheint mir, dass die genannten Autoren einen wichtigen Faktor ausser Acht gelassen haben, nämlich, dass die Männchen bei Regenwetter weit lauffreudiger sind als die Weibchen. Bei frei im Regen sich bewegenden Tieren fand ich auch stets ein starkes Ueberwiegen der Männchen, manchmal sogar 5—10 Männchen auf ein Weibchen. Für eine genaue Feststellung des Geschlechtsverhältnisses ist daher das systematische Absuchen der Schlupfwinkel unerlässlich.

In den verschiedenen Höhenlagen wird die Larvenentwicklung durch die Klimaverhältnisse entscheidend beeinflusst. In 650—1000 m Höhe dauert die Tragzeit zwei, in 1400—1700 m Höhe drei Jahre. Interessant wären Untersuchungen an Weibchen aus 1200 und 1300 m Höhe, da offenbar innerhalb dieses Höhengürtels der Uebergang von der zweijährigen zur dreijährigen Tragzeit zu erwarten ist. Von ebenso grossem Interesse wären, wie schon Wunderer (1910) anregte, Untersuchungen an Weibchen aus der Schneeregion (2800—3000 m), da die klimatischen Faktoren in jenen Höhen besonders ins Gewicht fallen und die Larvenentwicklung noch mehr verzögern dürften. Es ist anzunehmen, dass *Salamandra atra* in der Schneeregion zur Vollendung einer Trächtigkeit vier Jahre benötigt und nur alle fünf Jahre gebärt.

Bei den Versuchen zur künstlichen Besamung hat es sich gezeigt, dass nur Embryonaleier entwicklungsfähig sind. Eine genaue Protokollierung des Furchungsablaufes und eine sorgfältige Betreuung der Eier war leider aus zeitlichen Gründen nicht möglich. Eine Wiederholung der Experimente wäre in bezug auf den zeitlichen Ablauf der Eifurchung wünschenswert, wobei darauf geachtet werden müsste, dass die Eier bei einer konstanten Temperatur von etwa 15—16° C in stets frischer Flüssigkeit gehalten würden. Es ist durchaus denkbar, dass die Versuche unter den genannten Bedingungen auch in Wasser, das reichlich mit Sauerstoff versehen wird, erfolgreich verlaufen und sich die Larven gar bis zur Metamorphose aufziehen liessen. Als Nahrung kämen vorerst Dotterstücke von Embryotropheiern, später Zooplankton und Tubifex in Frage.

Die grosse Zahl von Larvenmissbildungen und Entwicklungsausfällen, deren Ursachen in den wenigsten Fällen eindeutig geklärt werden konnten, deuten auf intrauterine Selektion hin. Die Folge einer frühzeitigen Selektion wäre eine

grössere Lebenserwartung der geborenen Jungtiere. Das Studium der Larvenmissbildungen böte einem Histologen ein überaus reiches Betätigungsfeld.

V. Zusammenfassung

1. Das Paarungsverhalten von *Salamandra atra* Laur. wurde anhand von Material aus den Urner, Schwyzer und Glarner Alpen (650—1700 m Höhe) eingehend studiert und in allen Phasen photographisch belegt.
2. Frühere Literaturangaben über das Paarungsverhalten erwiesen sich als falsch oder schildern nur einen kleinen Teil des gesamten Paarungsablaufes.
3. Die Paarungszeit erstreckt sich in 650 m Höhe auf die Zeit von Mitte Mai bis Mitte August, in 1000—1700 m Höhe auf die Zeit von Ende Mai bis Mitte August, wobei ein Weibchen mehrmals in einem Sommer begattet werden kann.
4. Die Ovulation ist eine gesamthafte und erfolgt ohne merkliche Intervalle, d.h. die Eier werden in einem Schub abgelöst.
5. Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern wird im Ovidukt dadurch ausgebildet, dass beim Eiabstieg nur das erste Ei, in seltenen Fällen die beiden ersten Eier mit einer dicken Gallerthülle versehen werden, während die übrigen Eier zwar teilweise noch eine dünne Gallerthülle empfangen, grösstenteils aber hüllenlos bleiben.
6. Nach beendetem Eiabstieg erfolgt die Befruchtung im kaudalen Abschnitt der Uterus, wobei ein von der Eihülle in den Muttermund gepresster Gallertpfropf den Spermien als Aufstiegsweg aus den Receptacula seminis in den Uterus dient.
7. Im Normalfall wird in jedem Uterus nur ein Ei, das Embryonalei, befruchtet, während die hüllenlosen Eier unbefruchtet bleiben.
8. Die Eientwicklung ist vom Ausbildungsgrad der Eihülle abhängig. Eier mit dünner Gallerthülle bleiben, sofern sie befruchtet wurden, auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe (Zwei- oder Vierzeller) stehen und zerfallen wie die hüllenlosen Eier zu Dotterbrei.
9. Eine Entwicklung von hüllenlosen Embryotropheiern findet nicht statt. Eine Mehrzahl von Embryonen oder Larven in einem Uterus geht daher stets auf eine Mehrzahl von Embryonaleiern zurück.
10. Die Zeit der Trächtigkeitsaufnahme von *Salamandra atra* ist stark begrenzt. Sie erstreckt sich in 650 m Höhe von Mitte Mai bis Ende Juni, in 1000, 1400 und 1700 m Höhe über den ganzen Juni. Nach diesen Zeitabschnitten werden Weibchen der betreffenden Höhenlagen nicht mehr trächtig.

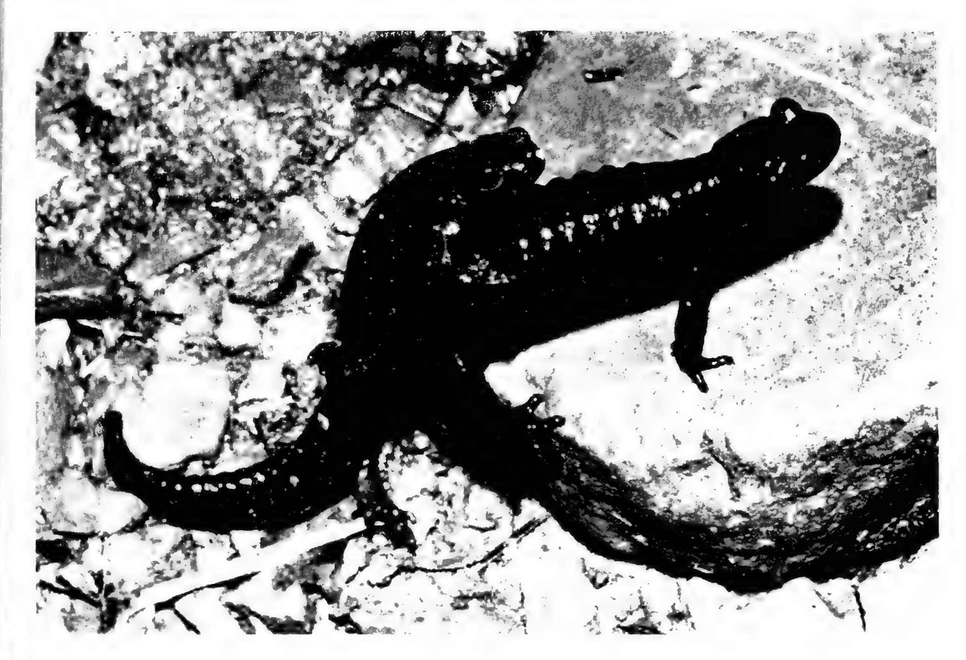
11. Die Weibchen der Höhenlagen von 650 und 1000 m bringen ihre Jungen im Sommer des dritten Trächtigkeitsjahres nach zweijähriger Tragzeit, jene auf 1400 und 1700 m im Sommer des vierten Trächtigkeitsjahres nach dreijähriger Tragzeit zur Welt.
12. Die Larven nehmen im Uterus vom mittleren Stadium III an eine feste, d.h. unveränderliche Lage ein. Kopf- und Steisslage sind gleich häufig.
13. Die Jungen kommen auch entsprechend in Kopf- oder Steisslage zur Welt, wobei sie aktiv am Geburtsvorgang teilnehmen und sich den Weg selber bahnen.
14. Weibchen, welche gebären, werden nicht mehr im Jahre der Niederkunft, sondern erst im folgenden Jahr wieder trächtig. Der Nachwuchs des Alpensalamanders beträgt somit in der Subalpinregion alle drei Jahre, in der alpinen Region sogar nur alle vier Jahre zwei Junge.
15. Neben Anomalien der Ovarien und der ableitenden Geschlechtswege wurden zahlreiche und mannigfaltige Anomalien des Uterusinhaltes beschrieben, wie: a) Trächtigkeitsaufnahme der beiden Uteri in verschiedenen Fortpflanzungsperioden, d.h. in verschiedenen Jahren. b) Bedeutende Grössenunterschiede gleichaltriger Larven bei Muttertieren und ungleichzeitige Geburt gleichaltriger Jungtiere. c) Einseitige und doppelseitige Anomalien in Form von toten oder missgebildeten Larven und ausgebliebener Entwicklung. d) Mehr als eine Larve in einem oder in beiden Uteri.

Summary

1. The mating behavior of *Salamandra atra Laur.* has been studied in detail by using animals collected from the Alps of Uri, Schwyz and Glarus (altitude 650-1700 m). It was documented photographically in all phases.
2. References from earlier literature on the mating behavior have been shown to be wrong, or describe only a small part of the whole mating process.
3. The mating period extends from the middle of May to the middle of August at 650 m altitude, and from the end of May to the middle of August at 1000-1700 m altitude. During each summer a female can be mated several times.
4. The ovulation takes place continuously without noticable intervals, i.e. the eggs are released in a batch.
5. The difference between the embryonic egg and the embryotrophic eggs is accomplished in the oviduct. During their descending movement only the first egg and in rare cases the first two eggs are provided with jelly membranes,

whereas most of the remaining eggs remain naked, though some of them may receive a thin jelly layer.

6. At the completion of egg descendence fertilization takes place in the caudal section of the uterus, during which a jelly plug formed by pressing the egg membrane into the uterine orifice serves as the ascending path of the sperm from the seminal receptacle into the uterus.
7. Normally only one egg, the embryonic egg, in each uterus is fertilized, whereas those eggs having no jelly membrane remain unfertilized.
8. The development of the egg is dependent on the degree of membrane formation. Eggs with a thin jelly membrane, if they were fertilized, stop development at very early stages (two to four cells) and disintegrate to a yolk mass like the eggs without jelly membrane.
9. The development of embryotrophic eggs without jelly membrane does not take place. An excessive number of embryos or larvae in each uterus is thus always due to an excessive number of embryonic eggs.
10. The gestation period of *Salamandra atra* is strictly limited. It lasts, at 650 m altitude, from the middle of May until the end of June; at 1000, 1400 and 1700 m over the whole month of June. After these dates females of the corresponding altitude will be no more pregnant.
11. For females at an altitude of 650-1000 m, birth of the young animals occurs in the summer of the third pregnant year after a gestation period of two years, for those at altitudes of 1400 and 1700 m in the summer of the fourth pregnant year after a gestation period of three years.
12. From the middle III stage onward there is no more change in the position of the larvae in the uterus. Head- or rumpposition are equally frequent.
13. The youg animals are born according to the head- or rumpposition and take an active part in the paturition process.
14. Females which bear will not be pregnant again the same year, but only in the following year. This means that the rising generation of the alpine salamander in the subalpine region amounts to two individuals every three years, and in the alpine region even only every four years.
15. Beside abnormalities of the ovaries and the derived genital tract, numerous and manifold abnormalities of the uterine content were described; these include: *a*) start of gestation in both uteri at different reproductive periods, i.e. in different years, *b*) significant difference in the size of larvae of the same age in the adult female and the birth of young animals of the same age at different times, *c*) one-side and double-side abnormalities in the form of dead or malformed larvae and arrested development, *d*) more than one larva in one or both uteri.



Paarung :

Fig. 1. Aufsteigen.



Fig. 2. Kopfreiben.



FIG. 1. Unterkriechen.

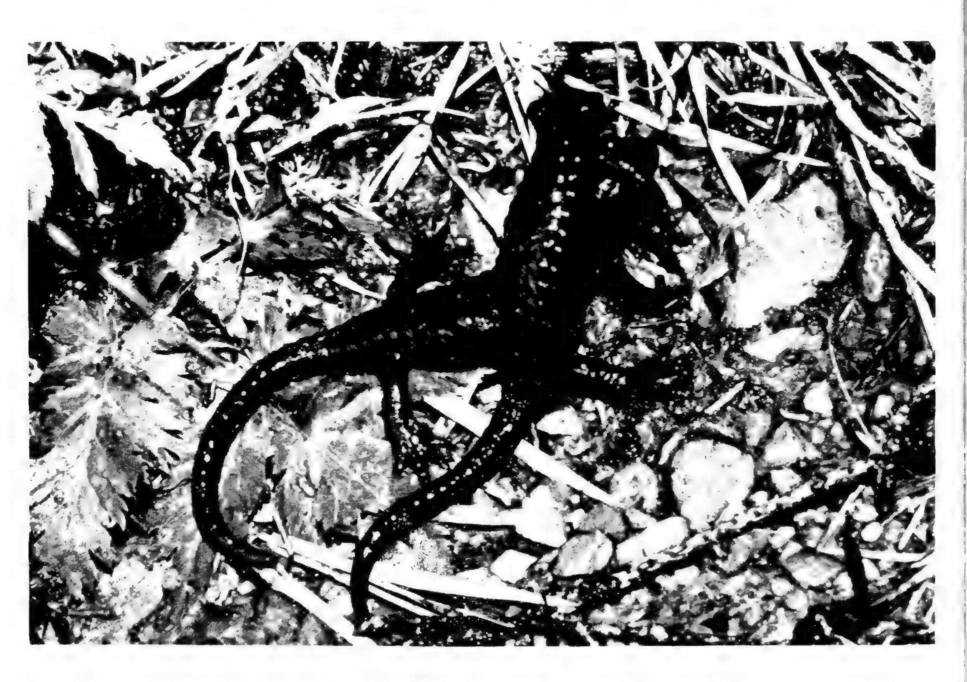


FIG. 2
Das Weibchen wird vom Männchen mit einem Nackenschub vorne vom Boden abgehoben.

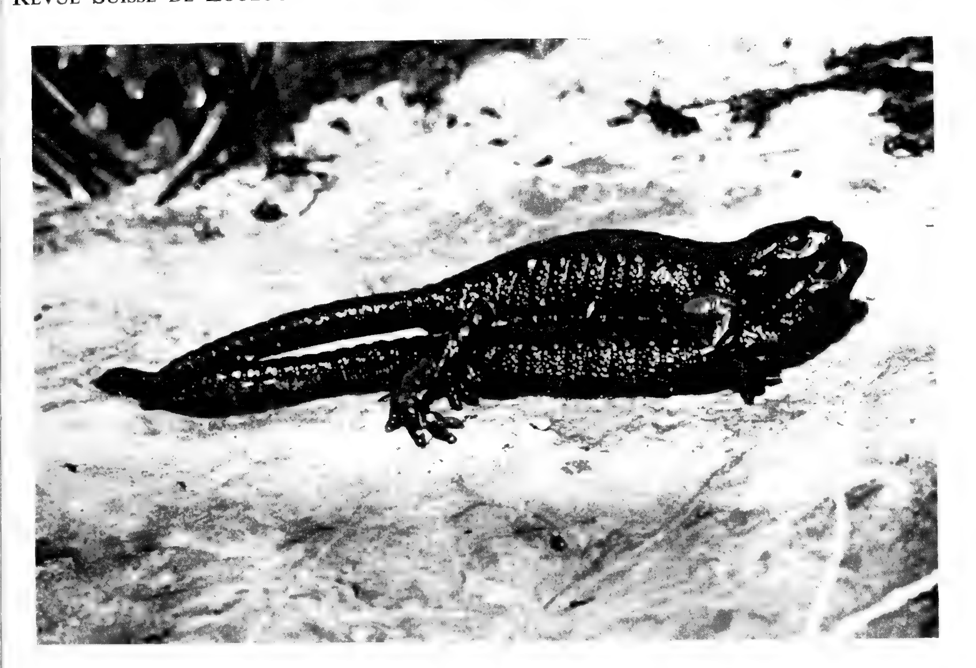


FIG. 1. Klammergriff; oben ♀, unten ♂.

FIG. 2. Kehlreiben.



Fig. 1. Schwanzwurzelreiben.



Fig.. 2.
Absetzen des Spermatophors. Der Spermatophor ist im Kloakenspalt sichtbar.

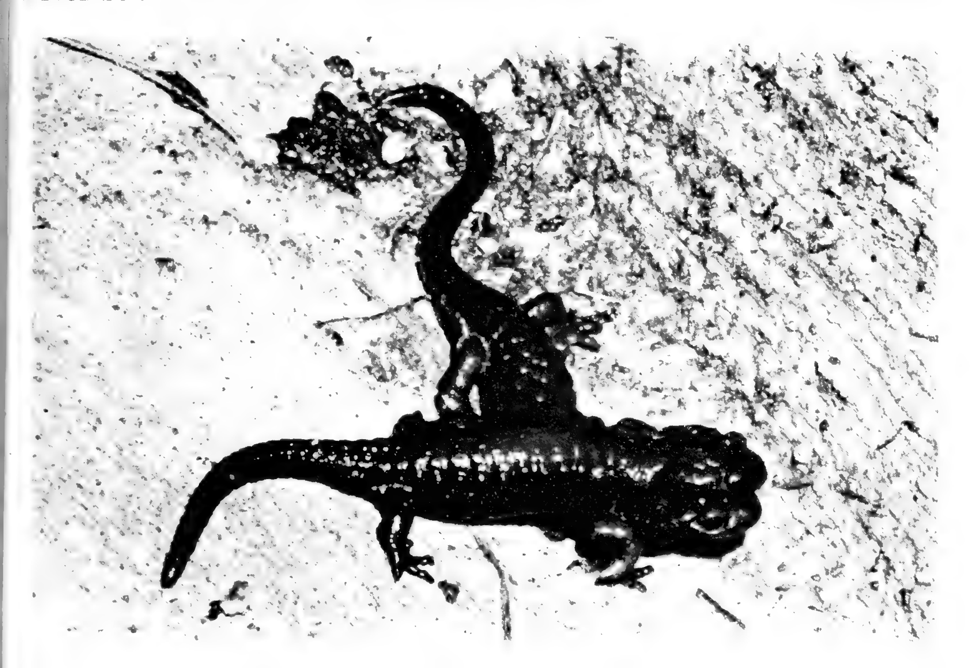


Fig. 1. Das Männchen hebt sich vom Spermatophor ab und schlägt seinen Hinterleib zur Seite; das Weibchen nimmt den Spermatophor mit weit gespreizten Kloakenlippen auf.

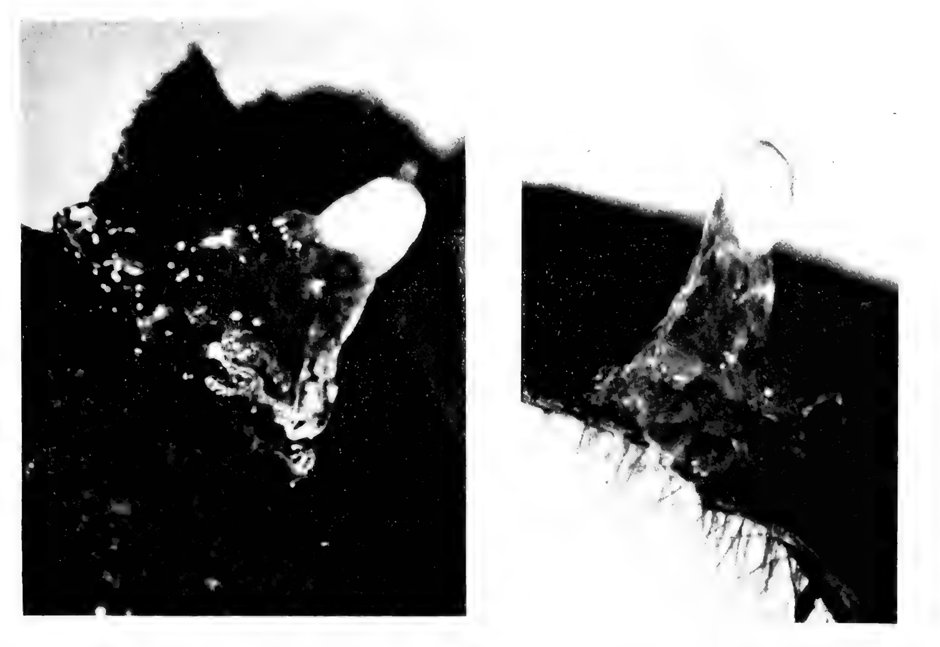
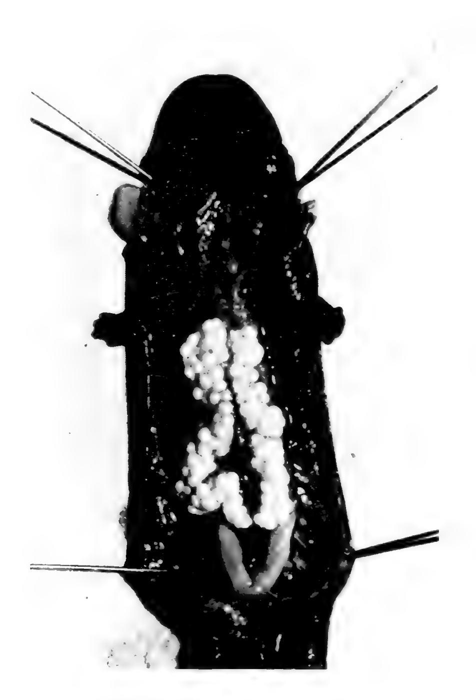


Fig. 2. Spermatophor von *Salamandra atra* Laur. auf einem Blatt von *Alchemilla vulgaris* L.; links Seitenansicht, rechts Vorderansicht. An der Spitze des Gallertkegels sitzt als schwanzförmiger Anhang die Spermamasse.



Intrauterine Entwicklung (natürliche Grösse)
FIG. 1. Weibchen mit reifen Ovarien.

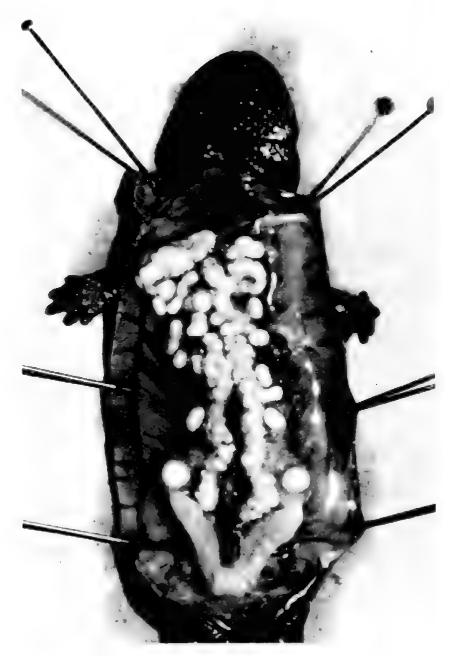


FIG. 2. Absteigen der Eier im Eileiter. Die beiden an erster Stelle absteigenden Eier, die Embryonaleier, sind durch eine dicke Gallerthülle gekennzeichnet und stehen unmittelbar vor dem Eintritt in den Uterus. Die Eileiter sind im kranialen Teil dicht mit Embryotropheiern vollgepfropft.

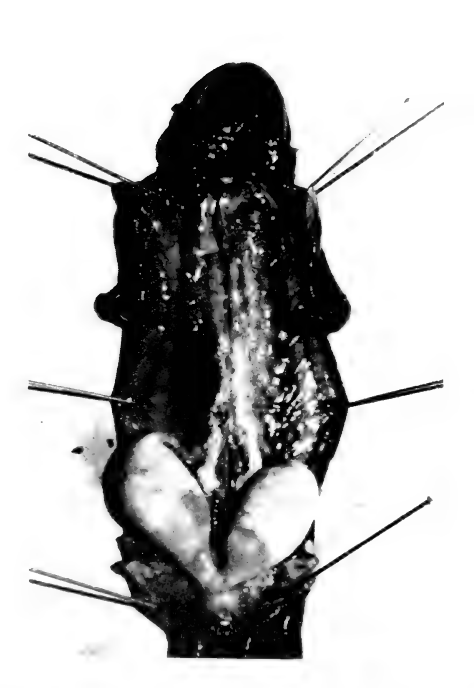


FIG. 3. Der Eintritt der Eier in die Uteri ist beendet. Die Embryonaleier heben sich durch ihre weite Gallerthülle deutlich von den Embryotropheiern ab.

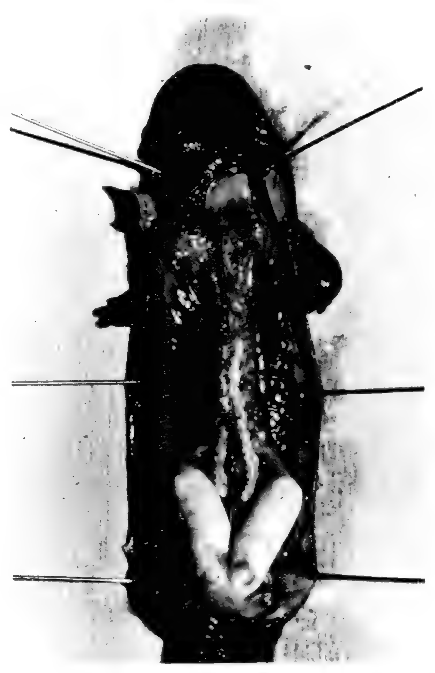


FIG. 4. Die Embryonen der Embryonaleier stehen im Schwanzknospenstadium.

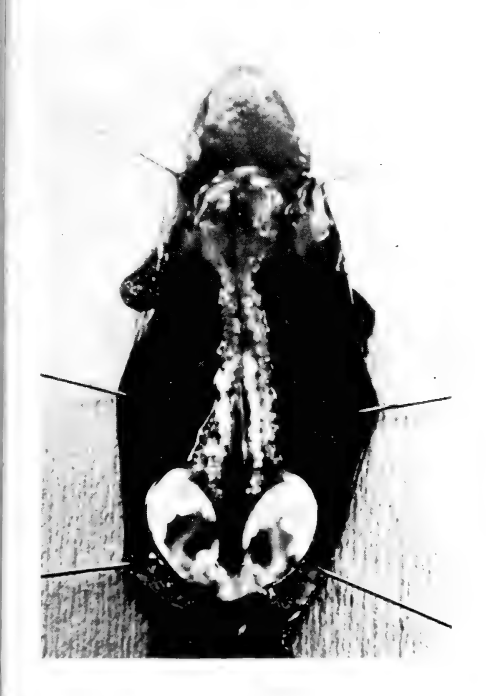


FIG. 1. Schlüpfreife Larven, noch innerhalb der Eihülle, welche sich unter der Zunahme des mit Flüssigkeit gefüllten Raumes stark ausgeweitet hat.



FIG. 2. SCHWALBES Stadium II. Der durch den Zerfall der Embryotropheier entstandene Dotterbrei dient den Larven als Nahrung.

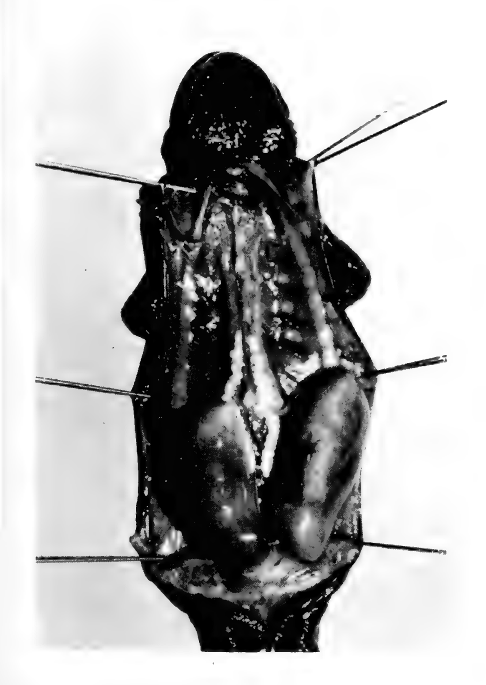
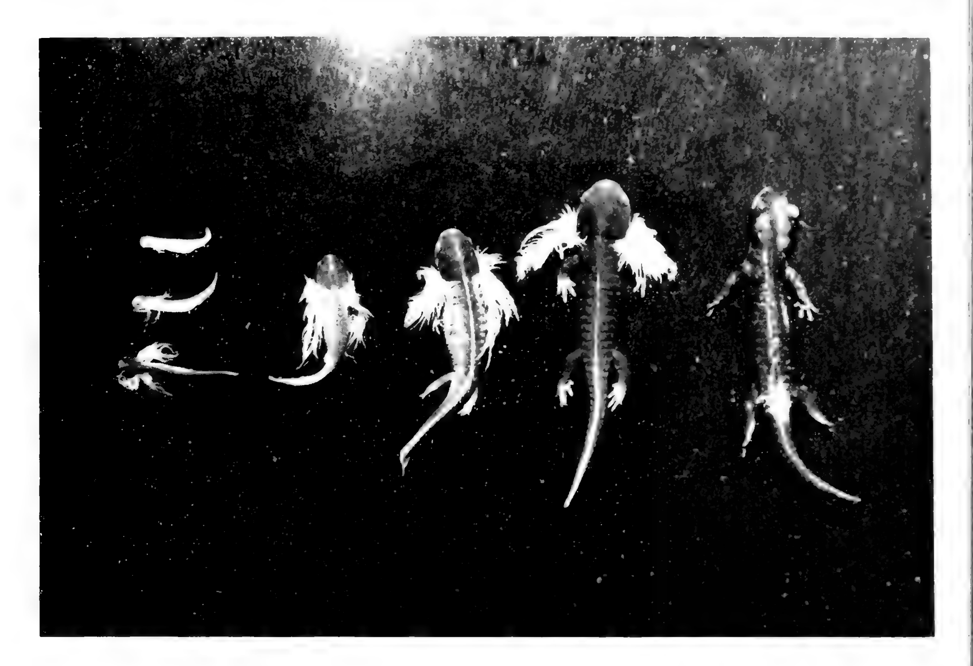


FIG. 3. Frühes Stadium III. Die Larven haben den Dotterbrei vollständig aufgefressen.



FIG. 4. Spätes Stadium III. Nahezu geburtsreife Larven am Ende der Metamorphose. Im rechten Uterus Kopflage, im linken Uterus Steisslage. Die Eireifung in den Ovarien hat bereits wieder eingesetzt.



Zusammenstellung der Entwicklungsstadien (natürliche Grösse)

FIG. 1. Larvenentwicklung in 1700 m Höhe. Von links nach rechts: drei Larven im Alter von 7 (frisch geschlüpft), 9 und 10 Wochen; Larve im Herbst des 1. Trächtigkeitsjahres; Larve im Herbst des 2. Trächtigkeitsjahres; Larve im Herbst des 3. Trächtigkeitsjahres; frisch geborenes Jungtier im Frühjar des 4. Trächtigkeitsjahres.

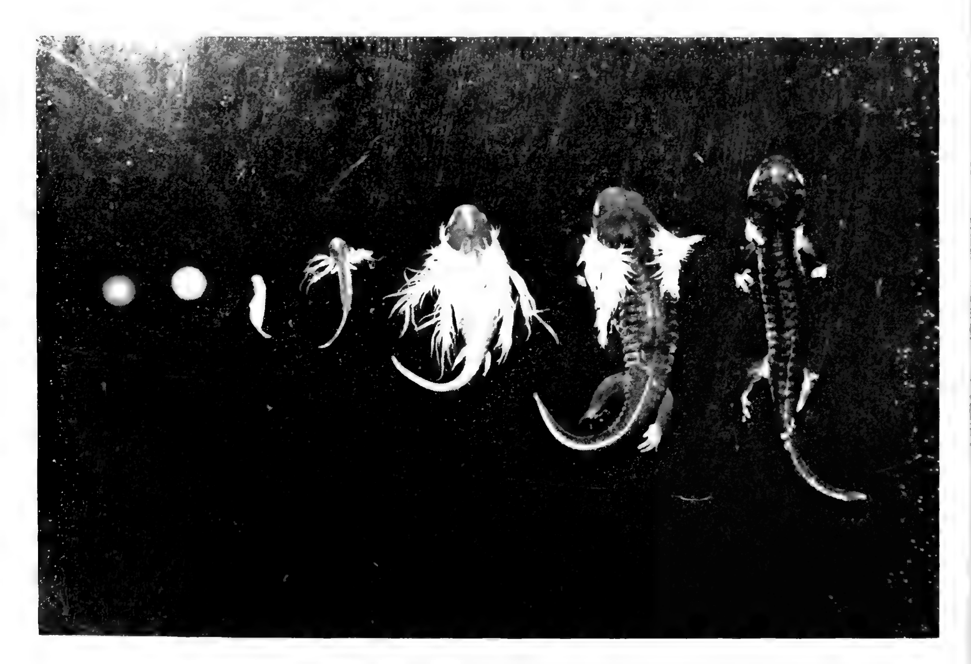


FIG. 2. Larvenentwicklung in 650 m Höhe. Von links nach rechts: Embryonalei; Schwanzknospenstadium (1 Woche); frisch geschlüpfte Larve (6 Wochen); 9 Wochen alte Larve; Larve im Herbst des 1. Trächtigkeitsjahres; Larve im Herbst des 2. Trächtigkeitsjahres; beinahe geburtsreife Larve im Mai des 3. Trächtigkeitsjahres.

Résumé

1. L'accouplement de *Salamandra atra* Laur. a été étudiée de façon approfondie sur du matériel provenant des Alpes uranaises, schwyzoises et glaronaises. Toutes les phases ont été photographiées.
2. Les publications antérieures relatives à l'accouplement se sont avérées inexactes, ou très incomplètes.
3. A l'altitude de 650 m l'époque d'accouplement s'étend de mi-mai à mi-août; entre 1000-1700 m de fin mai à mi-août, les femelles pouvant s'accoupler plusieurs fois au cours d'un été.
4. L'ovulation se produit sans intervalles perceptibles; les œufs sont libérés en une seule fois.
5. La différence entre l'œuf embryonnal et les œufs embryotrophes se produit dans l'oviducte, lors de la descente des œufs. Seul le premier œuf, dans de rares cas les deux premiers œufs, sont enrobés d'une enveloppe épaisse de gélatine, alors que les autres œufs n'en reçoivent partiellement qu'une très mince couche, ou en restent dépourvus.
6. Après la descente des œufs, la fécondation intervient dans la section caudale de l'utérus. Un tampon de gélatine de l'enveloppe d'un œuf est pressé dans la bouche de l'utérus, procurant une voie de cheminement aux spermatozoïdes, des *receptacula seminis* à l'utérus.
7. Dans le cas normal, un œuf unique, l'œuf embryonnal, est fécondé dans chacun des utérus, tandis que les œufs sans enveloppe restent non fécondés.
8. Le développement de l'œuf dépend du degré de développement de son enveloppe. Les œufs à enveloppe mince restent — pour autant qu'ils soient fécondés — à un stade de développement très précoce (bi- ou quadricellulaire).
9. Il ne se produit pas de développement des œufs embryotrophes sans enveloppe. Par conséquent, l'origine de plusieurs larves ou embryons dans un utérus, s'explique par la présence d'un certain nombre d'œufs embryonnaux.
10. La période de réceptivité sexuelle est très limitée. A 650 m d'altitude, elle s'étend de mi-mai à fin juin; à 1000, 1400 et 1700 m, durant tout le mois de juin. Passé ces époques, les femelles ne deviennent plus gestantes.
11. Les femelles vivant aux altitudes de 650-1000 m mettent au monde leurs jeunes au cours de l'été de la troisième année de gestation, celles vivant à 1400 et 1700 m, dans l'été de la quatrième année de gestation, après trois ans de gestations révolus.
12. Dans l'utérus, les larves conservant une longueur fixe à partir du stade III. On observe un nombre égal de présentations par la tête ou par le siège.

13. Les jeunes naissent, soit la tête la première, soit par le siège et prennent une part active au processus de la parturition, en se frayant elles-même une voie.

14. Les femelles adultes ne deviennent gestantes que dans l'année consécutive à une parturition. La progéniture de la salamandre noire comporte deux jeunes tous les trois ans dans la région subalpine, voire tous les quatre ans dans la zone alpine.

15. Outre des anomalies des ovaires et des conduits déférents sexuels, on a décrit de nombreuses anomalies du contenu utérin, telles que: *a*) début de gestation indépendant des deux utérus à différentes saisons de reproduction; *b*) différences considérables de la taille de larves du même âge dans la mère et naissance différée de deux jeunes ayant le même âge; *c*) anomalies unilatérales ou bilatérales de la forme de larves mortes, ou mal formées, et absence de développement; *d*) présence de plus d'une larve dans l'un ou dans les deux utérus.

LITERATURVERZEICHNIS

v. Chauvin, M. 1877. *Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra.* Zeitschr. wiss. Zool. 29: 324-352.

Czermak, J. J. 1843. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des schwarzen Salamanders.* Medic. Jahrb. k. k. österr. Staates 45 (N. F. 36): 1-13.

Dottrens, E. 1963. *Batraciens et Reptiles d'Europe.* Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

Fatio, V. 1872. *Faune des vertébrés de la Suisse* 3: 498-508.

Freytag, G. 1955. *Feuersalamander und Alpensalamander.* Neue Brehm-Bücherei 142.

Gessner, O. 1943. *Ueber das Salamandergift.* Nova Acta Leopoldina 12: 403-422.

Goldschmidt, R. B. 1959. *Erlebnisse und Begegnungen.* Verlag Paul Parey.

Harms, J. W. 1946. *Die Fortpflanzung von Salamandra atra Laur.* Biol. Zentralblatt 65: 254-267.

Hegener. 1933. *Vom Alpensalamander (Salamandra atra Laur.).* Blätter Aquarien-Terrarienkunde 44: Heft 21.

Himstedt, W. 1965. *Beobachtungen zum Paarungsverhalten des Feuersalamanders (Salamandra salamandra L.).* Zool. Anz. 175: 295-300.

Hirzel, H. 1909. *Zur Kenntnis der intrauterinen Entwicklung von Salamandra atra.* Diss. Universität Zürich.

Jacob, E. 1899. *Die Begattung des Erdsalamanders.* Blätter Aquarien- Terrarienkunde 10: 321-323.

Kammerer, P. 1904. *Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa.* Arch. Entw. mech. Organismen 17: 165-264.

— 1907. *Ueber den Copulationsakt der Erdmolche (Salamandra Laur.).* Zool. Anz. 32: 33-36.

— 1908. *Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen.* Arch. Entw. mech. Organismen 25: 7-51.

Schreiber, E. *Herpetologia europaea.* Braunschweig.

v. Schreibers. 1819. *Ueber die Entwickelung der beyden Arten von Erdsalamandern, (Salamandra atra und maculosa)*. Naturw. Anz. allg. Schweiz. Ges. ges. Naturw. Jg. 2, Nr. 7: 54.

— 1833. *Ueber die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders oder Molches und der höchst merkwürdigen, ganz eigenthümlichen Fortpflanzungsweise des letzteren*. Isis von Oken: 527-533.

Schwalbe, G. 1896. *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa*. Zeitschr. Biol. 34: 340-396.

Schwink. 1891. *Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien*. Morphol. Jahrbuch 17: 288-332.

v. Siebold, C. Th. 1858. *Ueber das Receptaculum seminis der weiblichen Urodelen*. Zeitschr. wiss. Zool. 9: 463-484.

Vilter, V. & A. 1960. *Sur la gestation de la Salamandre noire des Alpes, la Salamandra atra Laur*. C. R. Soc. Biol. 154: 290-294.

— 1962. *Rôle de l'oviducte dans l'uniparité utérine de la Salamandre noire des Alpes orientales (Salamandra atra Laur.)*. C. R. Soc. Biol. 156: 49-51.

— 1964. *Sur l'évolution des corps jaunes ovariens chez Salamandra atra Laur. des Alpes vaudoises*. C. R. Soc. Biol. 158: 457-461.

Weber, A. 1922. *La fécondation chez la Salamandra alpestre (Salamandra atra Laur.)*. Assoc. Anatomistes: 327-329.

Wiedersheim, R. 1890. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra*. Arch. mikroskop. Anat. 36: 469-482.

Wunderer, H. 1910. *Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (Salamandra atra Laur.)*. Zool. Jahrb. 28: 23-80.

Tome 78, fasc. 2, nº 10: 295-315 — Juin 1971

Le poids du Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber 1777)

par

B. CONDÉ et P. SCHAUENBERG
(Université de Nancy, Zoologie approfondie, 54 — NANCY, FRANCE)
(Muséum d'Histoire naturelle, GENÈVE, SUISSE)

Avec 5 figures

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Parmi les Mammifères d'Europe, le Chat forestier semble prédisposé à une sorte de gigantisme qui va de pair avec la réputation de férocité qui lui est faite. Il est malaisé de démystifier un animal dont la légende est ancrée dans la litté-

rature cynégétique au point d'avoir influencé des naturalistes sérieux qui ont ajouté foi à des observations dont ils ne pouvaient pas, le plus souvent, contrôler la véracité.

Le poids, objet de la présente note, élément d'appréciation en apparence facile à établir avec rigueur, est paradoxalement l'un des points les plus controversés.

Certains auteurs (MARTIN, 1910; MARTIN et ROLLINAT, 1914; LAVAUDEN, 1929) attribuaient à *F. silvestris* un poids maximum de 12 kg. HALTENORTH (1940) remarqua à ce propos (p. 29): « Diese Gewichtsgrenze ist aber sicher zu hoch gegriffen »: mais plus récemment, ce même auteur écrivit (1957) que les individus âgés atteignent 11,5 kg en Allemagne et que les poids augmentent en direction de l'Europe du Sud-Est (15 et 18 kg en Slovaquie). HEUELL (1949) cependant, considère les individus excédant 7 kg comme particulièrement gros.

Pour SUMINSKI (1962, *b*) les poids de *F. silvestris* (240 spécimens) varient de 3 à 15 kg; il en déduit ainsi un poids moyen de 6,14 kg pour l'espèce. Il n'est toutefois pas possible de suivre cet auteur dans son raisonnement; dans un autre travail en effet (1962, *a*), il situe la moyenne de la limite inférieure du poids à 6 kg pour le ♂ et à 5 kg pour la ♀.

Alors que selon des naturalistes allemands (HALTENORTH, 1957; LINDEMANN, 1953, 1955) l'espèce augmente en stature et en poids dans les Balkans, les auteurs soviétiques sont d'avis que les Chats sauvages d'Ukraine et d'Europe occidentale seraient plus petits que ceux du Caucase dont les poids sont pourtant fort modestes (♂: 6 kg, ♀: 4-5 kg selon NOVIKOV, 1956).

En réalité, VOLF, SLADEK, ANGHI, MIHAI, VASILIU et ALMASAN, ayant pesé et observé eux-mêmes les spécimens qu'ils citent sont d'accord sur un poids maximum inférieur à 8 kg.

L'un de nous (CONDÉ, *in* REMY et CONDÉ, 1962) a publié, sur la foi d'une enquête menée par la Fédération départementale des Chasseurs de Meurthe-et-Moselle, une série de poids moyens et de maximums (moyenne 12-14 livres, spécimens de 15 à 18 livres, ♀ de 20 livres, ♂♂ de 21,6, 22,4 et 25 livres) qui n'ont reçu, par la suite, aucune confirmation. Les nombreuses pesées effectuées au Laboratoire ont au contraire infirmé ces données fantaisistes: aucun ♂ n'atteignait 8 kg et aucune ♀, hors gestation, ne dépassait 4,950 kg.

Dans les tableaux (fig. 1 et 2) nous avons porté les poids de 312 spécimens ayant fait l'objet d'études sérieuses. Les chiffres montrent qu'en fait l'espèce accuse des poids sensiblement égaux dans les pays où des auteurs dignes de foi l'ont examinée objectivement.

Nous passons en revue les poids publiés, dans la littérature, pour les différents pays européens.

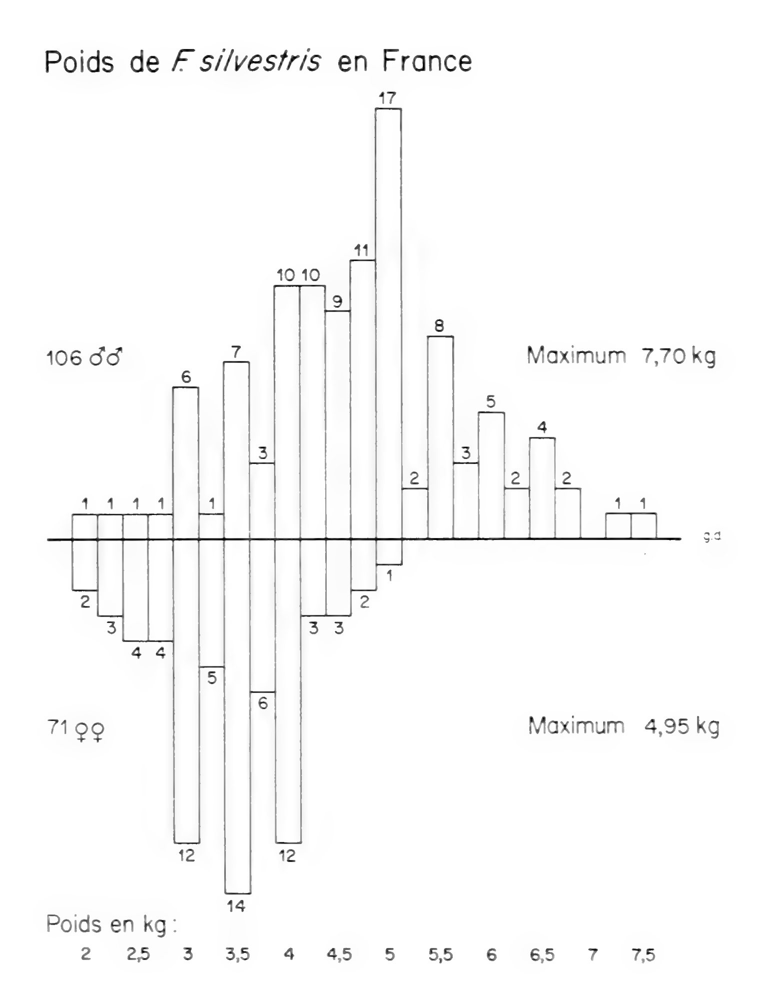


FIG. 1.
Poids de *F. silvestris* en France.

POIDS PUBLIÉS POUR LES DIFFÉRENTS PAYS EUROPÉENS

EUROPE (ensemble)

L'édition originale du Guide des Mammifères d'Europe (BRINK, 1955) donne un poids de 5 à 10 kg à *F. silvestris*. HEUVELMANS, auteur de l'adaptation française de l'ouvrage, porte le poids maximum à 14 kg (BRINK, 1967).

Allemagne

Lenz (1831)	19 livres
Niemeyer (1867)	12 livres (1 ♀, près de Rothenburg)
Hilzheimer (1925)	jusqu'à 9 kg
Usinger (1934)	6 à 9 kg pour les gros ♂♂
Haltenorth (1940)	4-11 kg (♂♂), 3,75-10 kg (♀♀)
Heuell (1949)	3,5 à 8 kg (Rhénanie et France)
Münch (1955)	7 et 8,5 kg
Lehnen (1956)	11,5 et 7 kg (près de Weierweiler, Sarre)
Haltenorth (1957)	5 à 11,5 kg (♂♂), 3,75 à 10 kg (♀♀)
de Leuw (1958)	moyenne 5-6 kg (except. 8 et 12 kg)
Müller-Using (1960)	7 à 8 kg (10 kg cas isolés)
Blase (1965)	7 à 8 kg (jusqu'à 10 kg)

Belgique

Frechkop (1958) indique 4 à 7 kg. Certains vieux ♂♂ atteindraient et même dépasseraient 10 kg (11 kg, Province de Luxembourg). Suminski (1962, *b*) donne 5,3-11 kg, pour 4 spécimens. L'Institut Royal des Sciences naturelles, à Bruxelles, possède 3 spécimens pesant 4, 4,5 et 5,1 kg. Dix spécimens, conservés dans des collections privées, accusent des poids allant de 3,5 à 6,5 kg. M. A. Guiot a abattu et pesé 8 Chats sauvages, entre le 1-XI-1965 et le 10-IV-1970. Les poids varient entre 2,75 et 6,30 kg (G. H. Parent, *in litt.*, 24-IV-70).

Ecosse
(*F. s. grampia* Miller)

Les poids publiés concordent remarquablement: 12 livres (Fleming, 1828); rarement plus de 10 livres (Hamilton, 1896); 15 livres 10 ounces, poids record (Pocock, 1934, *a*); 15½ livres (Kirk, 1935); 15 livres (Tetley, 1941, d'après un taxidermiste); Pocock (1934, *b*) donne les poids de 2 spécimens: 7,08 et 6,10 kg. Tetley (1941) a publié les poids suivants:

21 ♂: 7¼-12½ livres (3,3-5,7 kg)
13 ♀: 6¼-10¼ livres (2,8-4,55 kg)

Il rapporte encore qu'une personne qui a manipulé de nombreux Chats au cours de plusieurs années lui a indiqué que le plus lourd pesait 13 livres et que la moyenne se situait au voisinage de 11½ livres.

Harrison-Matthews (1941) indique pour 28 spécimens:

16 ♂	2,7-5,5 kg
12 ♀	2,5-4,5 kg

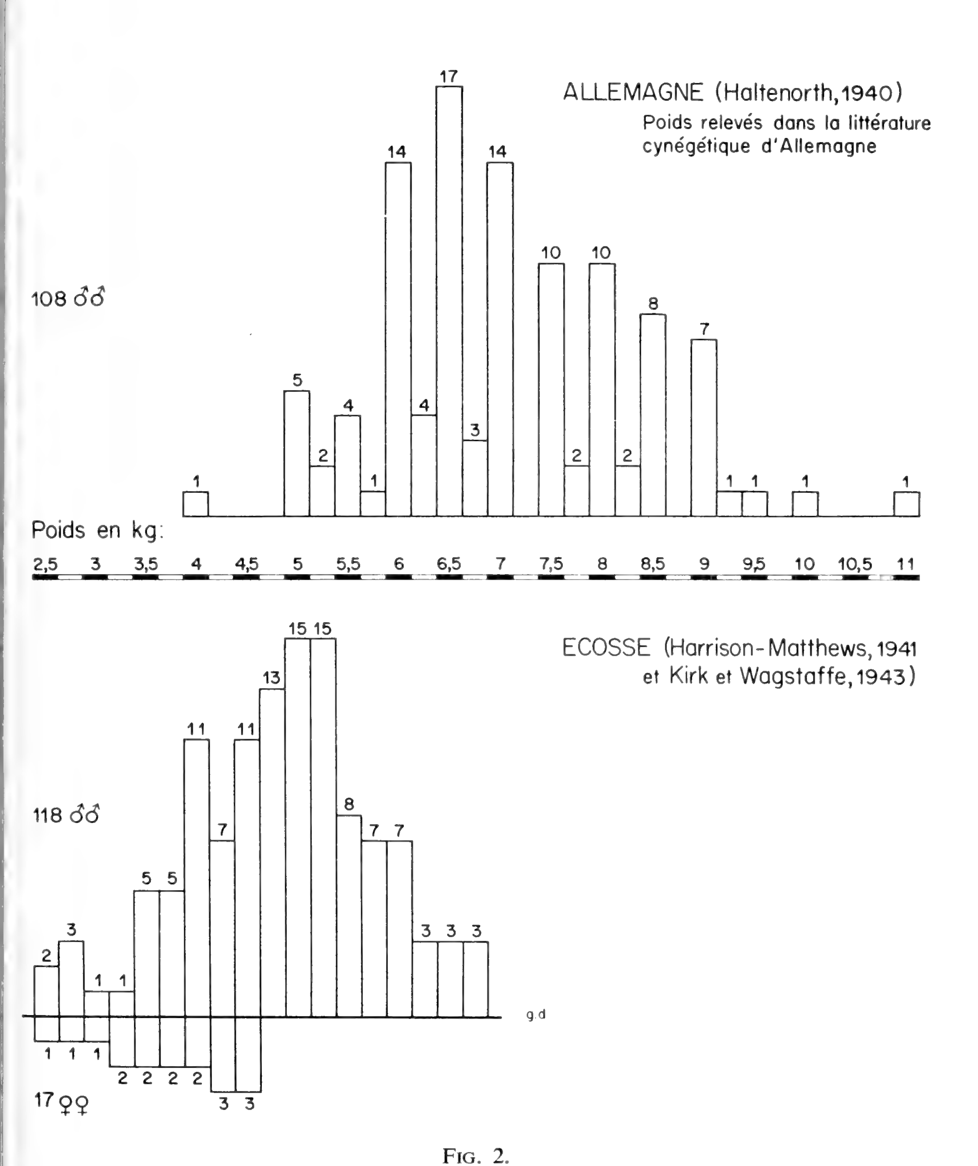


Fig. 2.

Poids de *F. silvestris* en Allemagne, d'après la littérature cynégétique, et en Ecosse d'après les pesées effectuées par les auteurs.

Kirk et Wagstaffe (1943) ont pesé 107 spécimens, dont les poids se répartissent comme suit:

102 ♂	2,5-6,75 kg
5 ♀	4 -4,5 kg

France

Graul (1897)	5 et 9,5 kg
Martin (1910)	jusqu'à 12 kg (♀ 6 kg)
Martin et Rollinat (1914)	♂ 12 kg, ♀ 6 kg
de la Rue (1927)	12 livres (le plus gros)
Lavauden (1929)	jusqu'à 12 kg
Philipon (1930)	20 livres (1 ♂ de 14 kg)
Rode et Didier (1935)	6,2 kg (♂)
Didier et Rode (1936)	4-7 kg
Cantuel (1955)	7,5 kg (♂)
Chaigneau (1957)	6-8 kg (moyenne), 10 et 13,5 kg d'après Philipon, 11 et 14 kg (record) d'après Salvat.
Julien et al. (1960)	14 livres
Condé (*in* Remy et Condé, 1962)	6-7 kg (moyenne); ♂ max. 12,5 kg; ♀ max. 10 kg (cf. remarque ci-dessus page 296).

Résultats de notre enquête

A la suite d'une enquête auprès des Fédérations départementales de Chasseurs, effectuée en mars 1965, nous avons obtenu en retour les appréciations suivantes des Gardes fédéraux français:

Poids maximum kg.	Nombre de réponses
4	3
5	7
6	17
7	8
7,5	5
8	17
8,5	1
9	13
10	8
Total	79 réponses

Il ressort des chiffres qui précèdent que près des 2/3 des gardes fédéraux situent le poids maximum entre 6 et 8 kg. Un certain nombre de personnes (chasseurs, gardes, naturalistes) ont communiqué des observations et commentaires objectifs, dont nous citons les deux suivants:

Un ♂ de 14,5 livres, pris au piège le 3-I-1966, à Toulon-sur-Arroux (S.-et-L.), a été examiné par M. Salau, taxidermiste exerçant sa profession à Autun depuis

60 ans. Ce connaisseur de la faune régionale a déclaré n'avoir jamais vu de Chat sauvage pareil à celui-là (J. DE LA COMBLE, comm. pers.).

M. Marius Millet, Lieutenant de Louveterie à St-Lupicin (Jura), nous communique (*in litt.* 25-I-1965) avoir pris plusieurs Chats de 14 livres et 1 seul de 16 livres. Les ♂ pèsent couramment 10 à 12 livres; les ♀ 7 à 8 livres.

En revanche, de nombreuses communications, reçues au Laboratoire de Nancy, font état de Chats sauvages accusant des poids extraordinaires. Aucun spécimen n'accompagne jamais ces lettres, dont les indications ne peuvent être retenues sans vérification.

8-18 et 22 livres	Marne. Dir. adm. Féd. dépt. Chass. (*in litt.* 30-III-1965).
7,5 kg; 1 ♀ de 12 kg (!)	Bois de Lazicourt, Marne (PEYCHERAND, *in litt.* 22-III-1965).
10 à 17 livres	Aube (D. SIMON, *in litt.* 23-III-1965).
jusqu'à 12 kg	Hte-Marne (L. DOUCHET, *in litt.* 18-III-1965).
5 à 11,5 kg	Flornoy par Wassy, Hte-Marne. (P. GEOFFRIN, *in litt.* 1965).
20 à 24 livres	Arc-les Gray, Hte-Saône (A. ARRAGON, *in litt.* 20-II-1965).
10 kg	Froidecouche, Hte-Saône. (R. GALMICHE, *in litt.*).
15 à 22 livres	Breurey-les-Faverney, Hte-Saône (P. J. HENRI, *in litt.* 20-III-1965).
20 livres	Villars-le-Pantel, Hte-Saône (C. VATTIN, *in litt.*).
maximum 18 livres	St-Martin-en-Bresse, Saône-et-Loire. (M. EMONET, *in litt.*).
11 kg	Baroville, Aube (M. RACOILLET, *in litt.* 23-III-1965).
20 livres	Eurville, Hte-Marne (A. THARASSE, *in litt.* 26-II-1966).

L'écologiste THIOLLAY nous a communiqué les poids fabuleux de Chats sauvages tués en Moselle dans la région de Château-Salins, Dieuze et Sarrebourg (*in litt.* 5-I-1967): « j'ai pesé une vingtaine d'individus: leur poids était souvent compris entre 6 et 9 kg; 5 d'entre eux faisaient plus de 11 kg (max. 15 kg 200) ». Il semble que cet observateur, travaillant dans une région que nous connaissons parfaitement et d'où nous possédons des spécimens dont les poids sont compris entre 2,3 et 6,5 kg pour les ♂, 3 et 4,450 kg pour les ♀, ait été victime de balances défectueuses. Le seul spécimen qu'il ait conservé dépassait de peu 6 kg.

La presse annonce souvent des captures de Chats sauvages, dont un certain nombre atteignent des poids exceptionnels qui se sont avérés inexacts chaque fois qu'une vérification a été possible. Dans certains cas, il s'agissait de confusions entre livres et kilogrammes, dans d'autres de pesées fausses ou même d'estimations au

juger. Un test proposé par le Dr Vét. Koenig, de Mars-la-Tour, aux chasseurs de la Société qu'il dirige, a mis en évidence des variations de l'ordre de 3 kg dans l'estimation du poids d'un même spécimen. Il est à noter que les Chats paraissent effectivement plus grands et plus lourds qu'ils ne sont en réalité, principalement en automne, lorsque la fourrure est très dense et la couche de graisse sous-cutanée d'épaisseur importante.

Voici quelques exemples d'informations inexactes.

— *L'Acclimatation*, Paris (5-II-1965) — A. Allot à Marcilly-le-Hayer, Aube, aurait tué 1 spécimen ♂ de 16 kg et 1 ♀ de 13 kg. Après enquête sur place, l'information s'est avérée fausse.

— *L'Est Républicain*, Nancy (12-VIII-1965) — M. Guerville aurait signalé de nombreux spécimens d'un poids supérieur à 7,5 kg et atteignant 12,5 kg, abattus en Haute-Marne. M. Guerville a démenti lui-même les chiffres publiés dans le quotidien.

— *Le Républicain Lorrain*, Metz (22-XI-1967) rapporte la destruction d'un Chat sauvage pesant plus de 17 kg, dans une ferme de Châtel-St-Germain, Moselle. Le spécimen en question, examiné et pesé à Metz par nos soins, le jour même, était un ♂ de 7,250 kg (nº 67-29).

Hollande

Le Chat forestier est très rare dans ce pays. Nous ne connaissons que 3 spécimens:

1 ♂ juv. 25-X-1957 Bord de la Maas, Limbourg; poids env. 2 kg (van Bree, 1959).

1 ♂ juv. 3-I-1963 Heerlen, prov. du Limbourg; poids 4.650 g.

1 ♂ ad. 10-XII-1962 Montfort, prov. du Limbourg; poids 5.500 g. (van Bree, 1963).

Hongrie

Le Pr. C. G. Anghi, directeur du Jardin zoologique de Budapest, nous a communiqué (*in litt.* 19-XII-1964) que le plus grand Chat sauvage de l'établissement pèse environ 8 kg. Dans son étude, Suminski (1962, *b*) indique 3,5-5,5 kg pour les spécimens de Hongrie.

Pologne

Pour le Chat sauvage de la Pologne, Suminski (1962, *b*) indique 4 à 15 kg (10 spécimens), tandis que Buchalozyks (1964) attribue 3,75-10 kg aux ♀ et 5-11,5 kg aux ♂.

Roumanie

C. Mihai, biologiste au Zoo de Bucarest, considère le poids de 9 kg indiqué par O. Witting (*L'Economie de la Chasse*, Bucarest, 1960, p. 86) comme exagéré (*in litt.* 17-II-1965).

Vasiliu et Almasan (1969) donnent un poids maximum de 7,7 kg pour 35 spécimens.

Suisse

Les rares données consignées dans la littérature cynégétique et mammalogique suisse s'inscrivent entre 3,5 et 7,5 kg, ce qui est légitime. Une communication d'un chasseur fait état d'un Chat sauvage non sexé de 8,5 kg (Schauenberg, 1970). Les poids de 2 ♀♀ atteignant 18 livres (1890) et 6,6 kg (26-XI-1969) sont invraisemblables; nous pouvons expliquer le second par une erreur dans la reconnaissance du sexe [1]. Un ♂ très gras, abattu le 5-XII-1970, près de Bavelier, Jura bernois, pesait 6,2 kg (Lüps, 1971).

Tchécoslovaquie

Selon Lindemann (1953) le Chat forestier atteindrait des poids considérables dans les Carpates, à savoir:

10 ♂: 5,9-14,8 kg; 5 ♀: 4,8-8,5 kg.

L'exactitude de ces données est sujette à caution. En effet, Lindemann (1955) a communiqué des poids fantaisistes, copiés de Zurian (1955), qui les avait publiés dans une revue cynégétique tchèque. Nous les citons à titre anecdotique: 14 kg (Povaze 1948); 14 kg (Mts Ladcianske 1954); 15 kg (Mts. Klobusice 1954); 18 kg (écrasé près de Belusa) !. Sladek (1966) les considère comme faux, à juste titre. Quant à nous, nous regrettons que des auteurs (Haltenorth, 1957; Hainard, 1961; Gaffrey, 1961) se soient laissé aller à recopier ces monstruosités. Feriancova-Masarova et Hanak (1965) indiquent des poids de 2,5-10 kg pour *F. silvestris*. Sladek (1966), qui a pesé les spécimens lui-même, donne les poids suivants:

20 ♂: 3,30-7,70 kg; 16 ♀: 2,60-5,840 kg.

Ces chiffres qui concordent avec les nôtres rétablissent la vérité sur le poids du Chat forestier en Tchécoslovaquie. Volf (1968) signale des poids de 5-6 kg pour des spécimens âgés de 9 mois, âge auquel, selon lui, le poids d'adulte serait atteint. Au demeurant, S. Kralik, directeur du Jardin zoologique de Brno, considère 8 kg comme le poids maximum pour l'espèce (*in litt.* 12-XII-1964). Volf nous a écrit (*in litt.* 3-III-1965) « Alle Angaben über 9 kg schwere und schwerere Wildkatzen halte ich für unseriös ».

U.R.S.S.

Ognev (1935) rapporte, selon N. Y. Dinnik, que l'espèce atteint, et dépasse occasionnellement, 8 kg dans le Caucase. Novikov (1956) ramène ces poids à

[1] Dans le second cas, il s'agit d'une erreur commise par l'un de nous (Schauenberg, 1970 p. 147). En réalité, le poids de la ♀ abattue le 26-11-1969 est de 3,65 kg (Sägesser *in litt*. 18-12-1969).

6 kg environ pour les ♂ et 4-5 kg pour les ♀. Ces derniers chiffres sont repris par Sokolov (1963).

VARIATION JOURNALIÈRE DU POIDS

Le poids d'un individu varie chaque jour dans des proportions considérables, selon l'état de son tractus digestif. L'ampleur de cette variation est de l'ordre de 100-400 g environ au minimum. Il y a lieu d'en tenir compte dans l'interprétation des pesées, dont l'exactitude à 100 g près est suffisante pour un spécimen adulte. Les pesées suivantes se rapportent à des spécimens pris dans la nature.

	Variation possible
Poids du contenu stomacal	
111, 112, 125, 125, 170, 176, 193, 238 g	env. 238 g [1]
Poids du contenu intestinal	
23, 38, 47, 60, 65, 72 g	env. 70 g
Poids de la vessie	
vide 13 g; pleine 60 g	env. 50 g
	env. 358 g

FLUCTUATION SAISONNIÈRE DU POIDS DES MÂLES

Volf (1968) est d'avis que le poids des adultes accuse des variations saisonnières considérables. de Leuw (1958), remarque que les Chats sauvages sont bien moins lourds à la fin des hivers rigoureux, qu'en automne (diminution de 2 kg environ). Nous avons aussi mentionné un amaigrissement de 1,5 à 2 kg chez un ♂ adulte captif (Condé et Schauenberg, 1969).

a) Fluctuation du poids des ♂♂ en captivité

« *Yvan* », né le 14-V-1962 au Tierpark Dählhölzli, Berne. Acquis par Schauenberg le 29-VIII-1962.

Poids g	Dates	Poids g	Dates
2.950	1-IX-1962	6.000	23-VII-1964
3.070	11-IX-1962	7.950	23-I-1965
3.370	14-X-1962	6.800	15-VII-1965
5.000	15-XII-1962	6.600	4-X-1965 (mort)

[1] En captivité, un adulte consomme couramment 10 têtes de Poules de 40-60 grammes chacune ou un Rat de 400-500 grammes en un seul repas. Dans la nature, les prises de nourriture sont certainement plus étalées, quoique l'on ait signalé jusqu'à 26 petits Rongeurs dans le même estomac.

Les écarts entre janvier et juillet sont de 1950 et 1150 g.

« *Tom* », capturé subadulte dans la région de Chaumont, Haute-Marne, en décembre 1962. Elevage de Nancy. [1]

Poids g	Dates	Poids g	Dates
4.850	10-I-1963	6.500	6-IV-1965
7.500	15-XI-1963	6.200	17-IV-1965
6.600	17-IV-1964	5.900	8-V-1965
6.200	26-V-1964	5.500	15-31-VII-1965
6.300	12-VIII-1964	6.800	29-IX-1965
7.000	15-IX-1964	7.500	XII-1965
7.850	XII-1964	5.800	20-IV-1966
6.700	8-III-1965	6.400	15-VIII-1966 etc.

En 1963-1964, l'écart a été de 1.300 g de novembre à juin-juillet, puis de 1.650 g de cette dernière période à décembre; en 1964-1965, de 2.350 g de décembre à juillet, puis de 2.000 g de juillet à décembre; en 1965-1966, de 1.700 g de décembre à fin avril, etc.

L'étude de ces deux spécimens, confrontée avec celle de plusieurs autres ♂ élevés dans des cages de dimensions variées (4 à 128 m^2), permet de dégager le schéma suivant, quelque peu variable d'un individu à l'autre et d'une année sur l'autre. De janvier (ou même dès la deuxième quinzaine de décembre) à juillet, le poids diminue progressivement, en même temps que le rut et la mue travaillent l'animal. L'alimentation subit d'importantes fluctuations; médiocre par grand froid, elle augmente lors d'un réchauffement passager (températures positives surtout); elle devient presque nulle les jours où le rut atteint son paroxysme (♀ en oestrus et ♀ en postpartum). L'amaigrissement peut atteindre un stade inquiétant et des affections chroniques peuvent revêtir une forme aiguë (néphrites par exemple), parfois fatale. Pendant la deuxième quinzaine de juillet ou début août, lorsque toutes les jarres longues et ternes de l'année précédente ont fait place à un poil court, mais très dru et plus brillant, l'alimentation devient plus régulière et plus active; des aliments, dédaignés depuis le printemps, sont acceptés de nouveau. Rapidement, l'animal reconstitue ses réserves adipeuses et, dès la mi-septembre, il apparaît en pleine forme; l'appétit demeure très vif jusqu'à fin décembre et, pendant cette période, certains spécimens deviennent presque obèses.

b) Fluctuation du poids des ♂♂ pris dans la nature

Le tableau ci-dessous a été établi à l'aide de 88 spécimens de provenance française, tous pesés par nos soins dans des conditions rigoureusement identiques (fig. 3).

---

[1] Reçu le 9-XII-1962, cet animal nous avait été annoncé comme « une ♀ de 7-8 kg ».

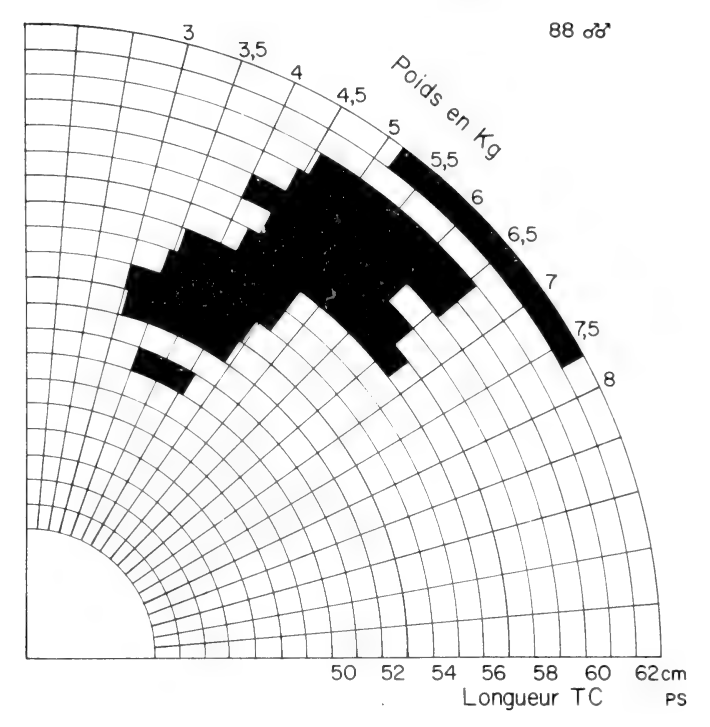


Fig. 3.
Variation du poids de 88 ♂♂ pris dans la nature.

Longueur TC cm	Poids minimum g	Dates	Poids maximum g	Dates	Variation g
50	3.500	10-II	4.600	1-IX	1.100
52	3.100	18-IX	4.850	3-XI	1.750
53	3.000	7-V	4.900	2-II	1.900
54	3.450	23-III	5.200	18-II	1.750
55	3.600	23-III	5.200	8-I	1.600
56	4.250	2-V	6.750	10-I	2.500
57	4.400	20-XII	6.500	25-XII	2.100
58	4.000	27-IV	6.100	23-I	2.100
59	4.400	8-X	6.600	14-II	2.200
60	4.600	5-V	6.600	X	2.000
62	5.200	17-VIII	7.700	7-I	2.500
65	—	—	7.250	22-XI	—

Il est clair que, dans chaque classe de longueur, les poids maximums ont été enregistrés du 1er septembre à la mi-février, y compris bien entendu les deux poids records (7.250 : 22-XI; 7 700 : 7-I); en ce qui concerne les minimums, la situation

est plus confuse, puisque les captures s'étalent de la mi-février à la mi-décembre; néanmoins, pour 7 classes sur 11, il s'agit de spécimens pesés entre le 23 mars et le 17 août. Pour une même classe, les écarts vont de 1.100 à 2.500 g, ce qui correspond bien aux observations faites sur les ♂ captifs (fig. 5). Il faut souligner aussi qu'à longueur égale, l'âge, l'état de santé et les ressources alimentaires du moment sont autant de facteurs qui peuvent intervenir. VOLF (*loc. cit.*) souligne d'ailleurs que le poids des adultes dépend de la localité d'où ils proviennent, par conséquent, mis à part les facteurs intrinsèques propres à une population donnée, de la densité des proies.

CROISSANCE ET FLUCTUATION SAISONNIÈRE DU POIDS DE SPÉCIMENS ÉLEVÉS EN LIBERTÉ (♂ et ♀)

Plusieurs spécimens d'origine lorraine, présentant une forte empreinte humaine [1], ont été élevés sans aucune contrainte dans la maison et les jardins avoisinants. Ils recevaient une nourriture abondante et étaient soumis à un contrôle vétérinaire particulièrement nécessaire dans un environnement contaminé par des Chats domestiques, porteurs de germes variés auxquels *F. silvestris* est excessivement sensible [2]. Ces animaux bénéficiaient de conditions de vie plus voisines de celles de leurs congénères libres que les spécimens encagés. Nous examinerons le cas de deux d'entre eux.

a) ♂ « *Grand Luc* », pris le 11-V-1964, près de Tramont-Lassus (Meurthe-et-Moselle), vers l'âge de 40 jours.

Poids g	Dates	Poids g	Dates
500	13-V-1964	4.800	15-X-1964
1.450	15-VI-1964	5.850	15-XI-1964
2.050	15-VII-1964	6.500	15-XII-1964
2.750	15-VIII-1964	6.600	15-I-1965
3.700	15-IX-1964	6.700	21-I-1965

Blessé accidentellement (patte ant. gauche) vers le 5-II-1965.

Cette croissance qui correspond à une augmentation quotidienne moyenne de 24,4 g est la plus importante que nous connaissions. Un autre ♂, né dans notre élevage le 17/18-III-1966 et tenu en captivité, a présenté une augmentation moyenne de 22,4 g par jour (5.949 g en 265 jours). Chez un ♂ de l'élevage de Prague (VOLF,

[1] Conférée par un élevage précoce au biberon ou acquise parfois dans des conditions accidentelles qu'il est impossible d'analyser actuellement.

[2] En dehors des virus de la panleucopénie contre lesquels la vaccination est obligatoire.

1968) l'augmentation était de 20,2 g par jour (5.250 g en 260 jours). Pendant de courtes périodes, la croissance pondérale peut être certes plus importante encore; Mme MEYER-HOLZAPFEL (1968) cite des augmentations maximales de 305 (♀) et 330 g (♂) par semaine; cependant, le ♂ cité ayant pris 2068 g en 97 jours, soit 21,3 g par jour, a donc présenté un taux de croissance conforme aux observations précédentes.

b) ♀ « *Ophélie* », prise le 2-VIII-1967, dans la forêt d'Amance (Meurthe-et-Moselle), âgée d'environ 4 jours. Elevage intégral au biberon.

Poids g	Dates	Poids g	Dates
183	2-VIII-1967	4.150	15-VI-1968
505	2-IX-1967	4.150	15-VIII-1968
935	2-X-1967	4.500	15-IX-1968
1.470	2-XI-1967	4.600	29-X-1968
2.200	2-XII-1967	4.450	29-XI-1968
3.100	2-I-1968	4.800	4-XII-1968
3.350	20-I-1968	5.020	19-XII-1968
3.600	20-II-1968	4.850	20-I-1969
3.400	20-III-1968	4.050	28-II-1969
3.750	20-V-1968		

Perdue (tuée?) vers le 18-III-1969.

La croissance moyenne, calculée sur 287 jours, n'a été que de 12,4 g par jour, ce qui est inférieur aux données de VOLF (*loc. cit.*) concernant une ♀ de son élevage qui a augmenté de 4.740 g en 260 jours, soit 18,2 g. Cependant, ramenée aux 90 premiers jours d'élevage, le taux moyen journalier de notre ♀ est de 14 g, ce qui se rapproche des valeurs obtenues pour 7 ♀ de l'élevage de Berne (MEYER-HOLZAPFEL, *loc. cit.*): minimum 14,8 g, maximum 17 g.

Il n'est pas exact que le poids des ♀ dépasse temporairement celui des ♂, comme l'a écrit VOLF (*loc. cit.* p. 40): il y a certes des cas particuliers dont il a été témoin, mais ce n'est en aucune façon une règle générale. Les « intersections » de courbes ont généralement pour origine des troubles passagers du tractus digestif, très fréquents dans certaines portées, principalement au début de l'alimentation solide.

FLUCTUATION SAISONNIÈRE DU POIDS DES FEMELLES PRISES DANS LA NATURE

Tableau établi à l'aide de 68 spécimens d'origine française, pesés par nos soins (fig. 4).

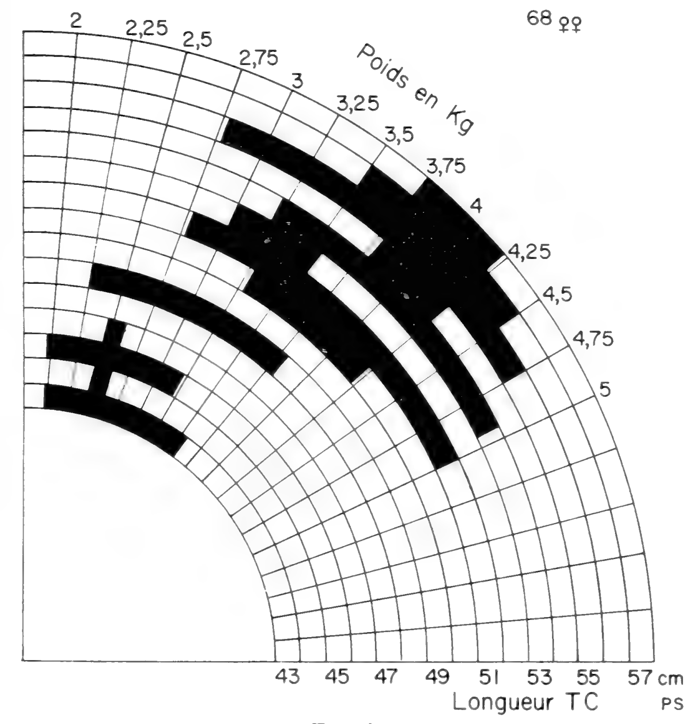


FIG. 4.
Variation du poids de 68 ♀♀ prises dans la nature.

Longueur TC cm	Poids minimum g	Dates	Poids maximum g	Dates	Variation g
41	—	—	2.080	24-I	—
43	1.680	5-III	3.600	3-VI	1.920
44	2.350	17-I	2.600	8-XI	250
45	1.850	25-IX	3.200	28-X	1.350
46	2.400	12-III	2.650	14-I	250
48	2.250	7-II	3.800	20-XII	1.550
49	—	—	2.600	22-I	—
50	3.300	5-II	4.200	10-XII	900
51	2.800	12-I	4.950 (max.)	14-I	2.150
52	3.000	23-VI	3.600	14-X	600
53	3.200	20-III	4.850	17-I	1.650
54	3.800	26-I	4.200	3-VI	400
55	2.780	28-I	4.750	29-XI	1.970
56	3.500	25-III	4.450	9-X	950
57	3.750	29-IV	4.200	3-XII	450

La fluctuation saisonnière du poids des femelles est plus complexe que celle des mâles, car elle comprend en fait deux maxima. L'un correspond à celui des mâles et coïncide avec la période automnale de constitution des réserves adipeuses; à cette époque, certaines femelles atteignent une rondeur comparable à celle des mâles. L'autre est lié à la gestation et cette dernière peut survenir du printemps à l'automne (parturition de la deuxième quinzaine de mars à la mi-octobre en Lorraine). Nous avons peu de documents précis sur l'augmentation de poids

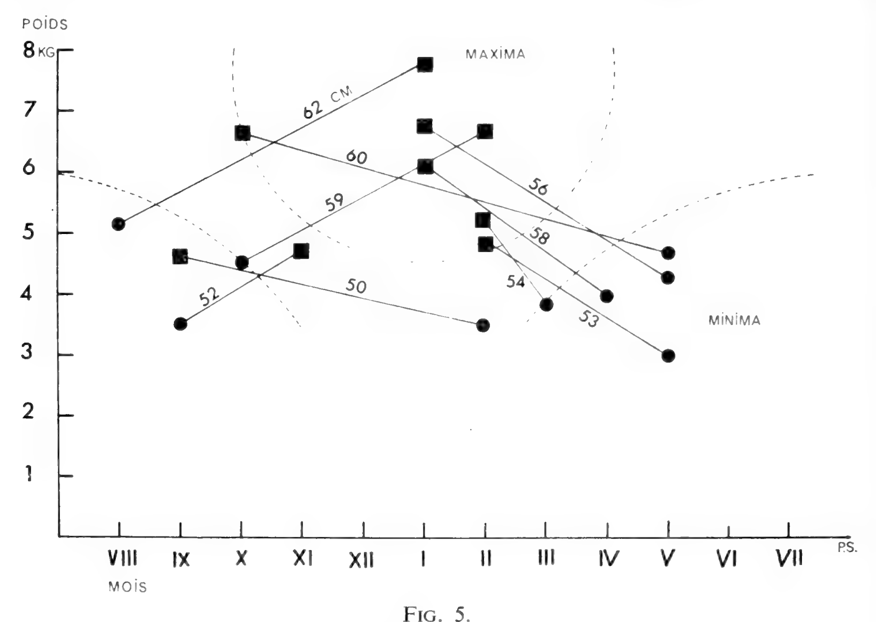


FIG. 5.
Variation saisonnière du poids des ♂♂ dans la nature.

d'une ♀ gestante; on peut admettre cependant qu'elle est au moins de l'ordre du kilogramme.

♀ II, née le 20-V-63 (Berne). Elevage de Nancy.

Poids	Dates
	6 à 10-I-66 (fécondation)
4.500-5.000	1 à 10-II-66
5.150	15-II-66
5.250	17-II-66
5.350	18-II-66
5.500	23-II-66
5.700	5-III-66
6.100	10-III-66
	17/18-III-66 (parturition)

Le rut très bref des ♀♀ ne peut évidemment constituer une cause d'amaigrissement; la mue affecte moins les ♀♀ que les ♂♂, mais l'allaitement, par contre, est responsable d'une diminution de poids et, malgré une alimentation considérable, les ♀♀ en fin de lactation sont le plus souvent très maigres.

CONCLUSION

L'examen au Laboratoire de 177 Chats forestiers de provenance française, répartis entre 106 ♂♂ et 71 ♀♀, montre que les poids sont, dans l'ensemble. beaucoup plus modestes que ne le laissaient prévoir les données de la littérature, La fréquence maximale correspond à 5.000 g pour les ♂♂ et à 3.500 g pour les ♀♀, la limite supérieure étant respectivement 7.700 et 4.950 g.

Il apparaît par ailleurs qu'à longueur égale, le poids présente des fluctuations atteignant 2.500 g chez les ♂♂ et 2.150 g chez les ♀♀, et qu'il ne constitue donc qu'un élément très relatif dans l'appréciation de la taille d'un spécimen. Nous avons en outre montré qu'un même individu peut accuser des variations saisonnières dépassant 2.000 g. Nos plus grands ♂♂ (62-65 cm) pèsent ainsi de 5.200 à 7.700 g et nos plus grandes ♀♀ (57 cm) de 3.750 à 4.200 g, la ♀ la plus lourde (4.950 g) ne mesurant que 51 cm.

Ces données sont confirmées par les études récentes les plus sérieuses, en particulier celles de SLADEK. Les Chats d'Ecosse (ssp. *grampia*) sont absolument comparables aux nôtres.

Les chiffres tirés de la littérature cynégétique allemande et fondés sur 108 ♂♂ sont sensiblement plus élevés, la fréquence maximale se situant à 6.500 g, mais il est fort possible que beaucoup de spécimens légers aient été volontairement omis. D'autre part, un assez grand nombre d'individus (27) pèsent de 8.000 à 9.000 g et 3 de 9.500 à 11.000 g (fig. 2).

Nous avons de bonnes raisons pour admettre que le gigantisme, dont nous ne nions pas l'existence possible, commence au-dessus de 8 kg, mais nous sommes dans l'incapacité d'évaluer le poids maximum réellement atteint par les plus gros spécimens. Jamais, par exemple, les poids de 10 kg (♀) et 12,5 kg qui avaient été communiqués à l'un de nous par des chasseurs lorrains (et publiés de bonne foi) n'ont reçu la moindre confirmation. Il est prouvé que des confusions entre livres et kilogrammes sont fréquentes et que, dans la plupart des cas, une simple conversion rétablit la vérité; ces erreurs sont commises de bonne foi car, dans quelques cas, elles concernaient des spécimens qui nous avaient été soumis auparavant!

Compte tenu de l'important dimorphisme sexuel de *F. silvestris*, les ♀♀ dépassant 6 kg sont déjà excessivement douteuses et, dans tous les cas contrôlés, étaient des ♂♂; la détermination du sexe des Chats s'est avérée en effet fort incertaine, en particulier de la part des chasseurs-médecins qui recherchent un

pénis antéroventral. Des ♀♀ de 10 et 12 kg apparaissent donc comme beaucoup plus improbables encore que des ♂♂ de ces poids.

Ajoutons que les caractères ostéologiques de ces « géants » nous échappent et qu'il nous est impossible de les imaginer à partir des pièces que nous avons mesurées.

Résumé

Les données de la littérature concernant le poids de *F. silvestris* pour les différents pays d'Europe sont passées en revue. Chez les individus de cette espèce, la variation journalière du poids est de l'ordre de 100-400 g. La fluctuation saisonnière du poids des mâles est comprise entre 1.100 et 2.500 g (88 spécimens pris dans la nature). Les poids maxima s'inscrivent entre septembre et fin février. La croissance et la fluctuation saisonnière du poids est étudiée sur des individus des deux sexes élevés en liberté. La fluctuation saisonnière du poids des femelles est plus complexe que celle des mâles; elle est comprise entre 250 et 2.150 g (68 spécimens pris dans la nature). L'examen de 177 Chats forestiers de provenance française (106 ♂♂ et 71 ♀♀) montre que les poids sont, dans l'ensemble, beaucoup plus modestes que ne le laissaient prévoir les données de la littérature. La fréquence maximale correspond à 5.000 g pour les mâles et à 3.500 g pour les femelles, la limite supérieure étant respectivement de 7.700 g et 4.950 g.

Le poids ne constitue qu'un élément très relatif dans l'appréciation de la taille d'un spécimen.

Zusammenfassung

Die Gewichtsangaben über *Felis silvestris* aus den verschiedenen Ländern Europas sind in dieser Arbeit zusammengefasst. Bei dieser Art beobachtet man eine tägliche Gewichtsvariation von 100 bis 400 Gramm. Bei den ♂♂ existiert eine jahreszeitliche Gewichtsvariation von 1,10 bis 2,20 Kg (88 in freier Wildbahn erlegte Tiere). Bie den ♀♀ ist die Gewichtsvariation weniger ausgeprägt und nicht so konstant wie bei den ♂♂. Sie schwankt zwischen 250 und 2.150 Gramm (68 in der Wildbahn erlegte Katzen). Bei den ♂♂ ist das Gewicht um 5.00 Kg am häufigsten (Maximal Gewicht = 7,70 Kg); bei den ♀♀ entspricht das häufigste Gewicht 3,50 Kg (Maximal Gewicht 4,950 Kg). Bei den ♂♂ sind die höchsten Gewichte von September bis Ende Februar ermessen worden. Wachstum und jahreszeitbedingte Gewichtsvariation wurden an frei aufgezogenen beider Geschlechter studiert. Die Untersuchung von 177 (106 ♂♂ und 71 ♀♀), aus Frankreich stammenden Waldkatzen *F. silvestris*, ergiebt viel geringere Gewichtswerte als die in der Fachliteratur veröffentlichten Angaben. Bei der Waldkatze gilt das

Gewicht als äusserst unzuverlässiges Kriterium zur Abschätzung deren Körpergrösse.

Summary

A survey of the published weights of *F. silvestris* in the different countries of Europe has been made. In the European Wild Cat, the authors have observed a daily fluctuation of the body weight consisting of between 100 and 400 grams. There is a seasonal variation in the weight of the ♂♂ from 1.10 to 2.50 kg. (88 individuals trapped or shot in the wild). The highest weights are to be found from september to end of february. The seasonal variation of the weight in the ♀♀ is more complex than in the ♂♂; it consists of between 250 and 2,150 grams (68 cats taken in the wild). The development and the seasonal fluctuation in the weight in free-raised animals of both sexes has been studied. The examination of 177 wild cats of France (106 ♂♂ and 71 ♀♀) shows that the weights are generally much inferior to these indicated in the literature. The greatest frequency in ♂♂ is around 5.00 kg. (maximum 7.70 kg.), and around 3.50 kg. in ♀♀ (maximum 4.950 kg.).

In *F. silvestris* the weight constitutes but a highly unreliable element for the appreciation of the size of an individual.

BIBLIOGRAPHIE

Blase, R. 1965. *Die Jägerprüfung in Frage und Antwort.* 15. édit. J. Neumann-Neudamm, Melsungen, 528 pp.

Braunschweig, A. von. 1963. *Untersuchungen an Wildkatzen und diesen ähnlichen Hauskatzen.* Z. f. Jagdwiss. Hamburg 9: 109-112.

Bree, P. J. H. van. 1959. *De Kat uit Haelen.* Natuurhist. Maandbl. Maastricht, 48: 114-117.

— 1963. *De wilde kat, Felis silvestris* Schreber *1777, een nieuwe zoogdiersoort voor Nederland.* Natuurhist. Maandbl., 52: 24-28.

Brink, F. H. van den. 1955. *Zoogdierengids van Europe ten westen van 30° oosterlengte.* Elsevier, Amsterdam, 231 pp.

— 1967. *Guide des Mammifères sauvages de l'Europe occidentale.* Adaptation française par B. Heuvelmans. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 231 pp., 32 pl.

Buchalozyks, T. 1964. *Carnivora. In* Kowalskiego, K. *Klucze do Oznaczania Kregowcow Polski, Mammalia* 5, Polska Akademia Nauk, Warszawa, 282 pp.

Cantuel, P. 1955. *Remarques sur le squelette d'un Chat sauvage.* Mammalia, Paris 19: 470-477.

Chaigneau, A. 1957. *Les Animaux nuisibles à la chasse. Mammifères-Rapaces.* 2e édit., La Maison Rustique, Paris, 176 pp.

Condé, B. et P. Schauenberg. 1969. *Reproduction du Chat forestier d'Europe (Felis silvestris* Schreber*) en captivité.* Rev. suisse Zool. 76: 183-210, Pl. I-V.

Dathe, H. 1954. *Eine Wildkatze (F. silvestris) in Nordwestsachsen.* Säugetierk. Mitt., 2: 128.

DIDIER, R. et P. RODE. 1936. *Mammifères, Etude systématiaue par Espèces. Felis sylvestris.* P. Lechevalier, Paris, 18 pp.

FLEMING, J. 1828. *History of British Animals.* Bell & Bradfurte, Edinburgh, 565 pp.

FERIANCOVA-MASAROVA, Z. et V. HANAK. 1965. *Stavovce Slovenska, IV Cicavce.* Slovenska Akademia Vied., Bratislava, 330 pp.

FRECHKOP, S. 1958. *Faune de Belgique. Mammifères.* Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Bruxelles, 545 pp.

GAFFREY, G. 1961. *Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.* Geest & Portig, Leipzig, 284 pp.

GOTZKOWKI, H. 1951. *Wildkatzen im Harz.* Die Pirsch, München 3: 935-936.

GRAUL, D. 1897. *Systematisches Verzeichnis der Wirbeltierfauna von Elsass-Lothringen, Mammalia, Säugetiere.* Realschule zu Rappoltsweiler, Jahres-Bericht, 1896-1897. Rappoltsweiler, 23 pp.

HAINARD, R. 1961. *Mammifères sauvages d'Europe.* Vol. 1. 2e éd., Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 322 pp.

HALTENORTH, T. 1940, *Beiträge zur Kenntnis der Wildkatze (Felis silvestris* Schreber)*: Systematik, Verbreitung, Körpermasse und- Gewicht, Darmlänge, Mageninhalt, Wurfgrösse, Wachstum.* Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (1940) 1-3: 1-36.

— 1953. *Die Wildkatzen der Alten Welt.* Geest & Portig, Leipzig, 166 pp.

— 1957. *Die Wildkatze.* A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt, 100 pp.

HAMILTON, R. 1896. *The Wild Cat of Europe.* XXI + 99 pp. R. H. Porter, London.

HARRISON-MATTHEWS, L. 1941 *Reproduction in the Scottish Wild Cat, Felis silvestris grampia* Miller. Proc. zool. Soc. London 111 B: 59-77, 3 Pl.

HEUELL, K. 1949. *Wildkatzen.* Wild und Hund, 51: 265-267.

HILZHEIMER, M. 1925. *Raubtiere (Carnivora)*, in O. zur Strassen (edit.): *Brehms Tierleben,* Säugetiere, Bd. 3, Leipzig.

JULIEN, A., J. CARDOT et M. JOLY. 1960. *Le Chat sauvage (Felis silvestris* Brisson*) dans la région de Besançon.* Bull. Soc. Hist. nat. du Doubs 62: 95-98 (1959-1960).

KIRK, J. C. 1935. *Wild and domestic Cat compared.* Scott. Nat. 1935: 161-169.

— and R. WAGSTAFFE. 1943. *A contribution to the study of the Scottish Wild Cat.* North Western Naturalist, 18: 271-275.

LAVAUDEN, L. 1929. *Sur le Chat sauvage de la Corse.* C. R. Acad. Sci. Paris 189: 1023-1024.

LEHNEN, P. 1956. *Die Wildkatze an der Saar.* Wild und Hund 59: 265-266.

LENZ, H. O. 1831. *Naturgeschichte der Säugetiere.* Becker, Gotha, 324 pp.

LEUW, A. DE. 1958. *Die Wildkatze.* Merkblätter des Niederwildausschusses der D. J. V., No. 16, München, 34 pp.

LINDEMANN, W. 1953. *Einiges über die Wildkatze der Ostkarpaten (Felis s. silvestris* Schreber *1777).* Säugetierk. Mitt., 1: 73-74.

— 1955. *Wildkatzen mit unglaublichen Gewichten.* Wild und Hund, München 58 (16): 55.

LÜPS, P. 1971. *Wildkatze erlegt.* Schweizerjäger, Bern. (1): 10-11.

MARTIN, R. 1910. *Atlas de poche des Mammifères de la France, de la Suisse romane et de la Belgique.* Lhomme, Paris.

— et R. ROLLINAT. 1914. *Description et mœurs des Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Batraciens et Poissons de la France centrale.* Lechevallier, Paris, 464 pp.

MEYER-HOLZAPFEL, M. 1968. *Breeding the european wild cat Felis s. silvestris at Berne Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 31-38.

MULLER-USING, D. 1951. *Wiederausbreitung der Wildkatze in Niedersachsen und Hessen.* Wild und Hund, Hamburg 54: 294-295.

— 1960. *Diezels Niederjagd.* 17. Aufl. P. Parey, Hamburg, 367 pp.

MÜNCH, H. 1955. *Zwei neue Wildkatzenfunde in Thüringen.* Säugetierk. Mitt. 3: 31-32.

NIEMEYER, W. 1867. *Bemerkungen uber die Wildkatze (Catus ferus).* D. Zool. Garten 8: 101-103.

NOVIKOV, G. A. 1956. *Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR.* Acad. Sci. USSR. No. 62, Moscow (English transl. IPST, Jerusalem 1962).

OGNEV, S. I. 1935. *Mammals of the USSR and adjacent countries.* Vol. III Carnivora. (Israel Progr. Sc. Transl., Jerusalem 1962).

PHILIPON, A. 1930. *Le piégeage moderne.* St-Hubert Club de France, Paris, 208 pp.

POCOCK, R. I. 1934*a*. *A record Scotch Wild Cat.* Scott. Nat. Edinburgh: 33-39.

— 1934b. *The races of the European Wild Cat (Felis silvestris).* J. Linn. Soc. London (Zoology) 39: 1-14.

REMY, P. A. et B. CONDÉ. 1962. *Sur la biologie et la Répartition actuelle de quelques Mammifères du Nord-Est de la France.* Mammalia 26: 141-160.

RODE, P. et R. DIDIER. 1935. *Sur un Chat sauvage de France.* Bull. du Muséum, Paris, 2e Ser., 7 (2): 90-94.

RUE, A. DE LA. 1927. *Les Animaux nuisibles, leur destruction, leurs mœurs.* 8e édit. Firmin-Didot & Cie, Paris, 309 pp.

SCHAUENBERG, P. 1970. *Le Chat forestier d'Europe (Felis s. silvestris* Schreber*) en Suisse.* Rev. suisse Zool. 77: 127-160, 1 pl.

SLADEK, J. 1966. *Bemerkungen über einige taxonomische Merkmale der Westkarpatischen Wildkatzen (Felis silvestris* Schreber*).* Lynx, Praha, NS, fasc. 7: 15-19.

SOKOLOV, I. I. 1963. *(Mammifères de la Faume d'URSS).* Inst. zool. Acad. URSS, Moscou. (En russe). 2 vol., 2000 pp.

SUMINSKI, P. 1962*a*. *Les caractères de la forme pure du chat sauvage (Felis silvestris* Schreber*).* Arch. des Sc. Genève 15: 277-296.

— 1962*b*. *Badania nad forma krajowa zbika (Felis silvestris* Schreber*) na tle jego romiesczenia geograficznego.* Folia Forestalia Polonica. Ser. A, 8: 5-77.

TETLEY, H. 1941. *On the Scottish Wild Cat.* Proc. zool. Soc. London 111: 13-23.

USINGER, A. 1934. *Zur Naturgeschichte der europäischen Wildkatze.* Kleintier und Pelztier 10: 275-277.

VASILIU, G. D. et H. ALMASAN. 1969. *Contributii la cunoasterea taxonometriei unor mamifere (Carnivora) din Romania.* Stud. si Comunicari Muzeul de Stiintele naturii Bacău, (1969): 283-296.

VOLF, J. 1968. *Breeding the european wild cat Felis s. silvestris at Prague Zoo.* Int. Zoo Yearb. 8: 38-42.

ZURIAN, L. 1955. *O divej mačke na Povazi.* Myslivost 3: 103.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 317
Tome 78, fasc. 2, n° 11: 317-320 — Juin 1971

L'indice crânien des Félidés

(Note préliminaire)

par

Paul SCHAUENBERG
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 1 figure dans le texte

La constance de l'indice crânien (SCHAUENBERG, 1969) permet de différencier avec certitude les crânes du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreb. de ceux du Chat domestique *F. catus* L.

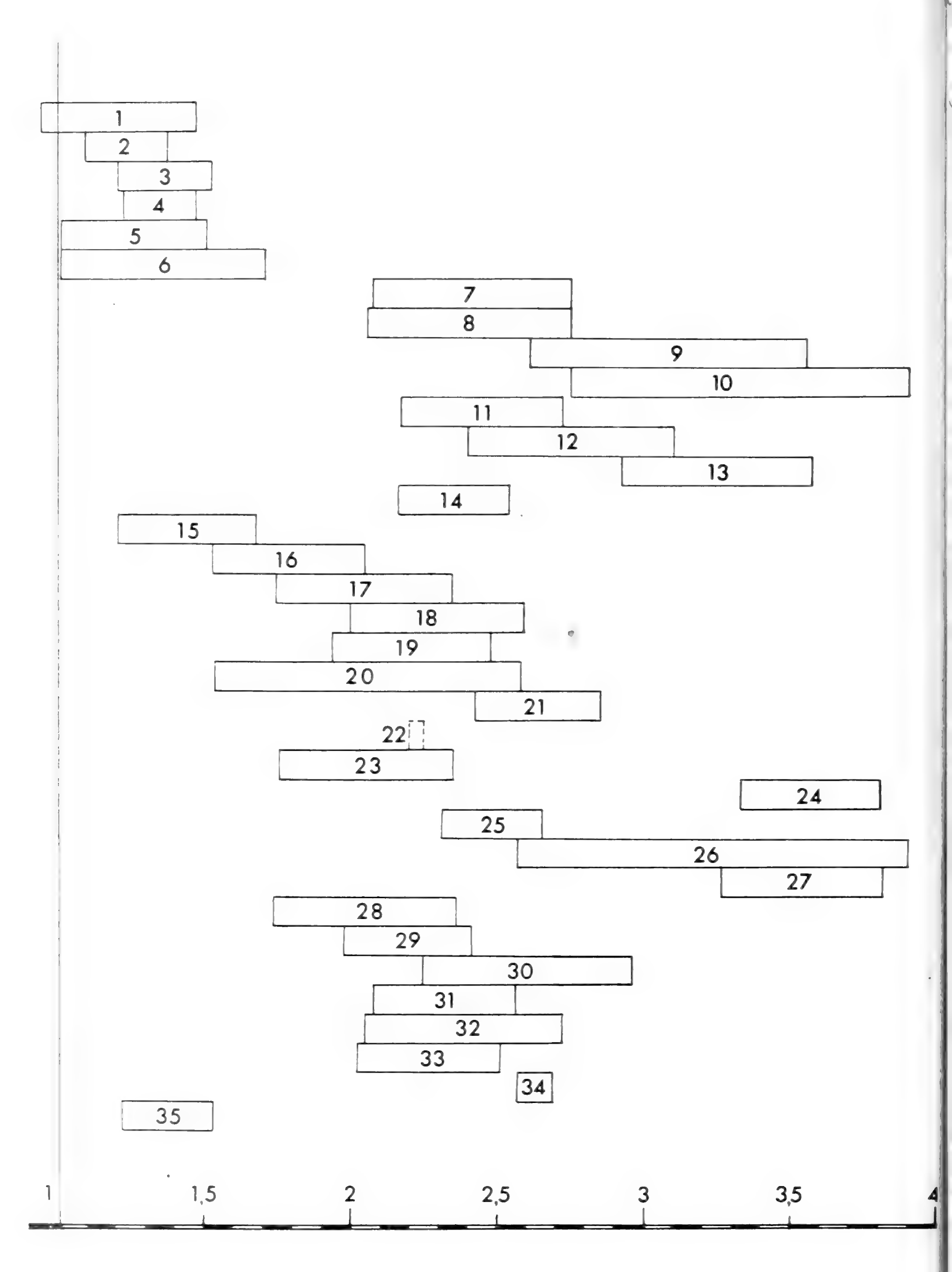
L'application de cette méthode par KRATOCHVIL (1970)[1] pour *F. silvestris* et par SCHAUENBERG (1971) pour *F. catus*, en ont confirmé la validité. J'ai entrepris d'étendre cette méthode d'investigation aux autres Félidés. L'étude, actuellement en cours, et portant sur un matériel important, met en évidence une certaine constance de l'indice crânien, tant à l'échelon spécifique que pour des groupes d'espèces. Les résultats et conclusions feront l'objet d'une publication ultérieure.

PRELIMINARY NOTE ON THE CRANIAL-INDEX IN THE SPECIES OF *FELIDAE*

A method using a cranial-index has been developed by the author (1969). It allows for an accurate separation of the European Wild Cat *Felis s. silvestris* Schreber 1777 from the domestic Cat *F. catus* L. The practical applications of this method, based on the constancy of the cranial-index, have been demonstrated by KRATOCHVIL (1970)[1] in *F. silvestris*, and by SCHAUENBERG (1971) in *F. catus*. The author has now extended this method of investigation to the other species of the *Felidae*. The current study of an important material, shows an interesting possibility to clear up some points in the taxonomy of the Cats. In this preliminary note, the

[1] SLADEK *et al.* (1971).

38 species dealt with, are designed under their names currently in use, without consideration of the taxonomic arrangements adopted by some authors. The results and conclusions of this study will be published in a coming issue of this journal.



ZUSAMMENFASSUNG

Die vom Autor entwickelte Methode der Relation der Kapazität des Neurocraniums zur Gesamtlänge des Schädels (1969) wird nun auf die Feliden insgesamt erweitert.

TABLEAU DE L'INDICE CRÂNIEN DES FÉLIDÉS
Matériel examiné par l'auteur (fig. 1).

Numéro	Espèce	Indice	Nombre
1	*Panthera tigris* (L., 1758)	0,95-1,48	12
2	*P. leo* (L.)	1,10-1,38	16
3	*P. onca* (L.)	1,21-1,63	10
4	*P. pardus* (L.)	1,22-1,48	21
5	*Uncia uncia* (Schreber, 1775)	1,01-1,51	8
6	*Puma concolor* (L., 1771)	1,01-1,71	11
7	*Felis silvestris* Schreber, 1777	2,07-2,75	334
8	*Felis lybica* Forster, 1780	2,06-2,75	154
9	*Felis ornata* Gray, 1832	2,61-3,55	20
10	*Felis catus* L., 1758	2,75-3,90	270
11	*Felis chaus* Güldenstädt, 1776	2,18-2,92	45
12	*Felis margarita* Loche, 1858	2,40-3,11	7
13	*Felis nigripes* Burchell, 1822	2,92-3,90	7
14	*Otocolobus manul* (Pallas, 1776)	2,16-2,62	12
15	*Lynx lynx* (L., 1758)	1,21-1,68	15
16	*Lynx rufa* (Schreber, 1777)	1,63-2,05	11
17	*Leptailurus serval* (Schreber, 1776)	1,75-2,44	33
18	*Caracal caracal* (Schreber, 1776)	2,00-2,59	13
19	*Profelis aurata* (Temminck, 1827)	1,94-2,48	14
20	*Profelis temmincki* (Vigors & Horsfield, 1827)	1,54-2,58	14
21	*Pardofelis marmorata* (Martin, 1876)	2,42-2,85	19
22	*Pardofelis badia* (Gray, 1874)	(environ 2,20-2,25)	1
23	*Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821)	1,76-2,37	12
24	*Ictailurus planiceps* (Vigors & Horsfield, 1827)	3,33-4,06	22
25	*Prionailurus viverrinus* (Bennett, 1833)	2,28-2,75	19
26	*Prionailurus bengalensis* (Kerr, 1892)	2,67-3,90	127
27	*Prionailurus rubiginosus* (Geoffroy, 1843)	3,26-3,81	14
28	*Leopardus pardalis* (L., 1758)	1,66-2,36	35
29	*Leopardus wiedi* (Schinz, 1821)	1,98-2,42	24
30	*Leopardus tigrinus* (Schreber, 1777)	2,25-2,86	32
31	*Lynchailurus pajeros* (Desmarest, 1816)	2,08-2,72	15
32	*Oncifelis geoffroyi* (D'Orbigny & Gervais, 1843)	2,05-2,77	23
33	*Herpailurus yagouaroundi* (Geoffroy, 1803)	2,02-2,64	26
34	*Oncifelis guigna* (Molina, 1782)	2,53-2,69	10
35	*Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775)	1,22-1,53	11
36	*Oreailurus jacobita* (Cornalia, 1865)	2,16	1
37	*Felis bieti* Milne-Edwards, 1892	1,89-1,98	3
38	*Mayailurus iriomotensis* Imaizumi, 1967	3,13	1
		Total des crânes	1422

BIBLIOGRAPHIE

KRATOCHVIL, J. und Z. KRATOCHVIL. 1970. *Die Unterscheidung von Individuen der Population Felis s. silvestris aus den Westkarpaten von Felis s. f. catus.* Zool. Listy, Praha, 19: 293-302.

SCHAUENBERG, P. 1969. *L'identification du Chat forestier d'Europe Felis s. silvestris* Schreber *1777 par une méthode ostéométrique.* Rev. suisse Zool., 76: 433-441.

— 1971. *Note sur l'indice crânien du Chat domestique féral* (*Felis catus* L.) Rev. suisse Zool., 78: 209-215.

SLADEK, J., A. MOSANSKY & J. PALASTHY. 1971. *Die Variabilität der Schädelkapazität bei der Westkarpaten-Population der Wildkatze Felis silvestris* Schreber, 1777. Zool. Listy, Praha, 20: 153-160.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 321
Tome 78, fasc. 2, n° 12: 321-366 — Juin 1971

Untersuchungen zur Regenerationsfähigkeit bei *Antheraea polyphemus (Lepidoptera)*

von

Susanne BUSER

Mit 37 Textabbildungen und 2 Tabellen

INHALT

I. EINGRIFFE AM THORAKALEN NERVENSYSTEM IM DIAPAUSESTADIUM

1. Einleitung

Die Erscheinung einer Degeneration und nachfolgenden Regeneration von Nerven ist bei Vertebraten schon lange Zeit bekannt und in den einzelnen Gruppen genauestens untersucht. Dass aber auch Insekten diese Regeneration kennen, bewies Bodenstein (1958) ein erstes Mal eingehend bei einem Hemimetabolen. *Periplaneta* ist sowohl in verschiedenen Larvenstadien als auch in der Imago zu einer weitgehenden Reparation ihres Nervensystems fähig. Von der Peripherie getrennte motorische Wurzeln degenerieren (Hess, 1959; Guthrie, 1962). An ihrer Stelle erscheinen auffällige Regenerationsnerven, die mit zentripetal einwachsenden, sensiblen Nerven fusionieren. So entstehen wieder zahlreiche direkte Nervenverbindungen zwischen Zentrum und Peripherie. Die Normalinnervation kann allerdings nicht wiederhergestellt werden. Diese Unvollständigkeit verursacht eine Volumenabnahme einzelner Thoraxmuskeln (Teutsch, 1970). Die Muskulatur muss also direkt abhängig sein von der Innervation. Aehnliche Resultate ergaben die Untersuchungen von Nüesch (1954/57/59/68) und Basler (1969) bei Holometabolen. Sowohl bei *Antheraea polyphemus* als auch bei *Antheraea pernyi* fehlen in der Imago die grossen Muskelbündel, wenn in der Diapause die zugehörigen Nerven durchtrennt wurden. Die Muskelanlagen der Diapausepuppe haben sich im Vergleich zum Normaltier zu einer bedeutend kleineren Anzahl von Fasern differenziert. Es scheint, dass diese kleinen Muskeln nicht mehr von motorischen Nerven versorgt werden.

Durch schrittweises Ausschalten einzelner Nerven konnte schliesslich der ganze Nerven-Muskelplan von *Antheraea polyphemus* analysiert werden (Nüesch, 1956/57). Dabei hat sich gezeigt, dass für einen Muskel zum Teil zwei Nerven verantwortlich sein können. Die Unterbrechung einer dieser motorischen Versorgungen lässt den Muskel nur zu einem Teil differenzieren.

Aus einer vor dem Abschluss stehenden Arbeit (Heinertz, unpubl.) ist nun sowohl die Lage der motorischen Zentren als auch der Verlauf der Axone bekannt.

Für die vorliegende Arbeit stellten sich die folgenden Fragen:

- Welches sind die unmittelbaren Reaktionen eines Thoraxganglions auf die Durchtrennung motorischer Nerven im Diapausetier?
- In welchem Masse ist eine Reparation möglich:
  - Entstehen Regenerate?
  - In welchem Verhältnis stehen sie zur Peripherie?

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung meines verehrten Lehrers Professor Dr. Hans Nüesch. Für sein stetes Interesse und die wertvollen Anregungen möchte ich ihm herzlich danken.

2. Material und Methoden

Für die vorliegenden Untersuchungen dienten Puppen und Imagines des amerikanischen Nachtpfauenauges, *Antheraea polyphemus*. Diapausepuppen dieser Art stammten teilweise von Züchtern aus Amerika, Deutschland und der Schweiz (Freienbach ZH), teilweise aus eigener Zucht mit frischem Eichenlaub als Raupenfutter. Solche Puppen werden bei 2° C im Kühlschrank aufbewahrt. In der Regel löst etwa nach zehn Wochen ein Wechsel von 2° C auf 25° C und eine Belichtung von ungefähr neun Stunden die Imaginalentwicklung aus. Ein weiterer Verbleib in 2° C kann hingegen diese Entwicklung bis zu mehr als einem Jahr hinausschieben.

Die Operationsmethoden waren dieselben, wie sie bereits Williams (1946), Nüesch (1952/54/57) und Basler (1969) benutzt hatten. Alle an den Puppen erforderlichen Eingriffe wurden unter Kohledioxyd-Narkose steril vorgenommen. Als Blutersatz diente sterile Ringer-Lösung nach Ephrussi-Beadle. Alle in den Chitinpanzer der Puppe geschnittenen Oeffnungen wurden mittels Paraffin mit einem Plastikfenster abgedeckt.

Vermutlich durch Verdunstung erleiden operierte Tiere während der Imaginalentwicklung oft einen grösseren Flüssigkeitsverlust. Eine Ringer-Injektion bis zu einem ml vermag in den meisten Fällen die verminderte Herztätigkeit sichtbar zu steigern.

Operierte Tiere wurden zu verschiedenen Zeiten ihrer Imaginalentwicklung fixiert. Ihre genaue Altersbestimmung erfolgte nach den Tabellen von Nüesch (1965).

Für morphologische und histologische Untersuchungen wurden folgende Fixiergemische angewandt:

— für Nervenfärbungen:
  Alkohol 80%/Formol/Eisessig (18:1:1)
— für Muskelfärbungen:
  Pikrinsäure/Formol/Eisessig nach Bouin-Dubosq
— für RNS- und DNS-Färbungen:
  Alkohol abs./Chloroform/Eisessig nach Carnoy

Die Entwässerung und Einbettung führte über die Alkoholreihe und den Isopropyl-Parraffin-Gemischen (3:1 und 1:3) direkt in reines Paraffin (56—57° C).

Die Gewebe wurden nach folgenden Methoden gefärbt:

— Nervenschnitte von 15 μ mit Albumosesilber nach BODIAN, mit Eosin/Lichtgrün oder Kresylviolett als Gegenfärbung
— Muskelschnitte von 7 μ mit Haematoxylin-HEIDENHAIN und Lichtgrün
— RNS und DNS in 10 μ dicken Schnitten mit Methylgrün-Pyronin.

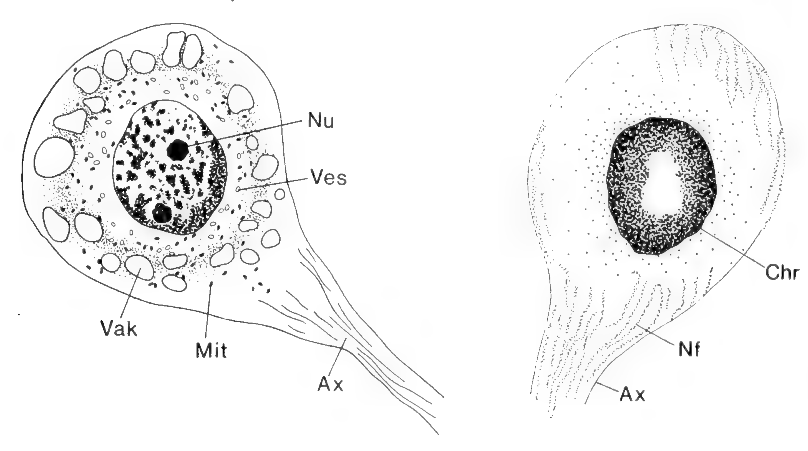


ABB. 1

Diapausepuppe: Motoneuron mit Vakuolen, Mitochondrien und Vesikeln des endoplasmatischen Retikulums. 750 ×

ABB. 2

Imago: Motoneuronen mit koaguliertem Chromatin, das der Kernmembran anliegt. Neurofibrillen sichtbar. 750 ×

Ax	Axon	Nu	Nukleolus
Chr	Chromatin	Vak	Vakuolen
Mit	Mitochondrien	Ves	Vesikel
Nf	Nervenfasern		

3. HISTOLOGIE DES NORMALGANGLIONS

In den Thoraxganglien diapausierender *Polyphemuspuppen* können grundsätzlich die gleichen Zelltypen festgestellt werden wie in der Imago. Allerdings erfolgt während der Imaginalentwicklung eine Neuverteilung zwischen dem Zell-und Faseranteil (PANOV 1961).

a. *Motoneuronen*

Dass die grossen Cortexzellen auch bei *Antheraea polyphemus* die Motoneuronen sind, dürfte ihr Besitz eines deutlich mit Silber oder Methylenblau färbbaren Neuriten bestätigen. Diese Neurite verlaufen im Puppenganglion gebündelt und parallel zur frontalen Schnittebene. Insbesondere konnte ihr Weg zu den peripheren Erfolgsorganen genauestens analysiert werden (HEINERTZ, unpubl.). Die Zellen sind ellipsoid und haben einen Durchmesser von 35—50 μ. Im Gegensatz zu den Wirbeltierneuronen ist weder in der Puppe noch in der Imago ein von Nissl-Substanz freier Axonhügel sichtbar (Abb. 1).

Der Kern besitzt meist eine ellipsoide Form und misst etwa 20—25μ. Sein Chromatingerüst bleibt nach der Fixierung in der Diapausepuppe sehr locker verteilt. Nur ein kleiner Teil koaguliert und lagert der Kernmembran an. Zwei, im Ausnahmefall sogar drei, mehr oder weniger runde, stark chromophile Nukleoli sind gut erkennbar.

Der Cytoplasmagehalt des Motoneurons ist sehr gross und in der Diapausepuppe von zahlreichen, grossen Vakuolen durchsetzt. Vermutlich sind es ehemalige Lipoidtröpfchen, die durch die alkoholische Entwässerung herausgelöst, jetzt als unfärbbare Bereiche erscheinen. Bereits Hess (1958) hat bei *Periplaneta americana* hie und da eine solche Vakuolisierung festgestellt. Bei *Polyphemus* können die Vakuolen mit abnehmender Häufigkeit bis spätestens zum 13. Tag nach Entwicklungsbeginn beobachtet werden. Ihr Vorkommen in der Diapausepuppe und anschliessend langsames Verschwinden bestätigen eine chemische Veränderung während der Imaginalentwicklung.

In der Diapausepuppe und zu Beginn der Imaginalentwicklung sind im Cytoplasma etwa 0,5—0,7 μ grosse Strukturen zu erkennen. Im allgemeinen sind diese ellipsoid; sie können jedoch auch kugelige, teilweise leicht eckige Form besitzen. Ihr Inneres scheint im Gegensatz zum übrigen Cytoplasma sehr hell. Die Strukturen werden vermutlich durch Membranen begrenzt, die nicht gleichmässig mit Silber färbbar sind. Es wäre denkbar, dass diese Strukturen dieselben sein könnten, die Palade (1956) in den Zellen der Rattenleber beobachtet hat. Er definiert sie als Fragmente des endoplasmatischen Retikulums, die durch die Fixierung zu einzelnen Vesikeln umgeformt wurden. Dadurch häufen sich die Ribosomen und gelangen in den lichtmikroskopischen Sichtbarkeitsbereich.

Auch die auffällig stark mit Silber färbbaren Mitochondrien sind nur zur Diapausezeit oder während der frühen Imaginalentwicklung sichtbar. Sie sind alle gleich gross, 0,5 μ lang und ellipsoid. Regelmässig verteilt liegen sie in der Nähe des Kerns und in den oft sehr dünnen Cytoplasmabrücken zwischen den Vakuolen.

Die Motoneuronen der Imago sind mit 30—45 μ etwas kleiner als diejenigen der Diapausepuppe (Abb. 2). Zweifellos hängt diese Volumenabnahme mit dem Verschwinden der Vakuolen zusammen. Sie ist—was leider nur geschätzt werden kann—nicht so gross wie das Gesamtvolumen der Diapausevakuolen. Das spricht dafür, dass ihr Inhalt während der Imaginalentwicklung nicht ausgestossen wird, sondern wenigstens zum Teil innerhalb der Zelle umgebaut wird.

Das imaginale Cytoplasma erscheint allgemein homogener als das des Diapausetiers. Die Vesikel des endoplasmatischen Retikulums sind verschwunden. Mitochondrien sind nicht mehr färbbar. Im Kern sind die Nukleoli schwer zu finden, da sie nun mit dem stark koagulierten Chromatin an die Kernmembran gedrängt werden.

Im umorganisierten Ganglion verlaufen die Neurite nur mehr über kurze Strecken in frontaler Ebene. Sie biegen alsbald dorsal oder ventral ab.

Besonders beim Imaginaltier sind innerhalb des Cytoplasmas leicht granulär erscheinende Neurofibrillen sichtbar (Abb. 2). Sie münden fächerförmig aus dem Axon und ziehen unmittelbar unter der Zellmembran dahin. Wo sie genau enden, ist nicht klar sichtbar. Es scheint in einigen Exemplaren, alle Neurofibrillen würden sich in der Zelle zu einer Art feinem Netz zusammenschliessen. Echte

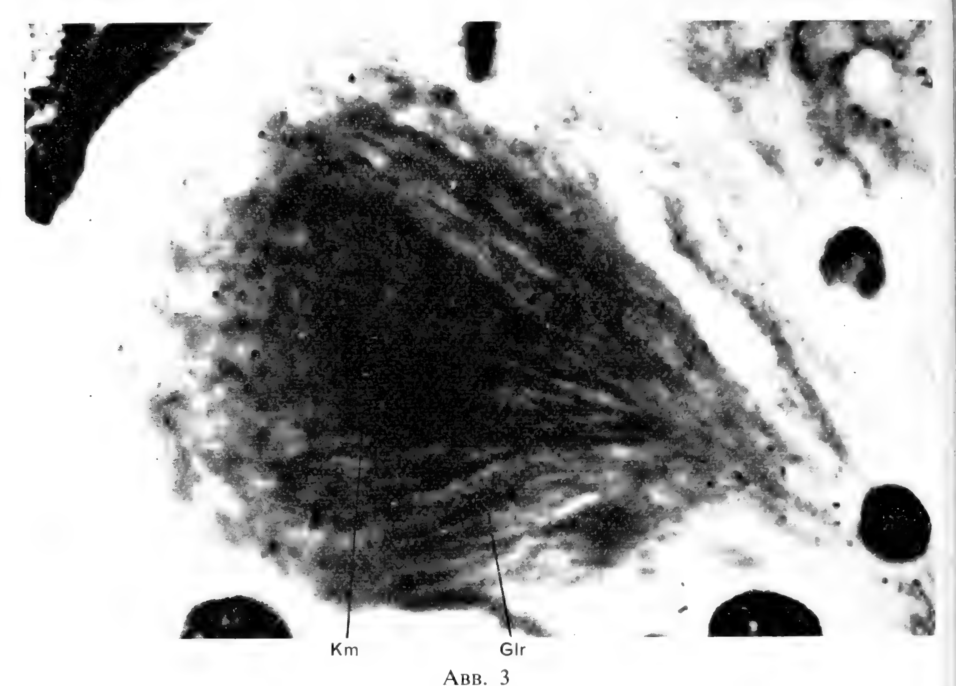


Abb. 3

Diapausepuppe: Motoneuron mit Gliarillen. Kern leicht angeschnitten. 900 ×
Glr Gliarillen Km Kernmembran

Verzweigungen zu einem solchen Netz konnten jedoch nicht mit Sicherheit erkannt werden. Es ist unsicher, ob diese Strukturen innerhalb des Neurons tatsächlich fibrillär sind. In einigen histologischen Präparaten konnten im Bereich des Axonabgangs durch deutliche Zwischenräume getrennte Stränge beobachtet werden, in denen sich offenbar Bestandteile des Cytoplasmas sammeln. Es wäre denkbar, dass sich die Neurofibrillen in der Axonmündung auflösen und eine Art plasmatische Hülle um den Kern bilden. Die fibrilläre Anordnung ihres Materials könnte ein Artefact der Fixierung sein.

Während der Diapause und den frühen Entwicklungsstadien sind zur Längsachse der Zelle gerichtete Strukturen sichtbar (Abb. 3). Sie müssen im Bereich der Zellmembran verlaufen. Obwohl sie sich ebenfalls vom Axon aus über die Zelle ausbreiten, sind sie nicht mit den Neurofibrillen identisch. Quergeschnittene

Motoneuronen lassen in der Zellmembran kleine Einbuchtungen erkennen. Sicher handelt es sich bei diesen Strukturen um Gliaelemente, wie sie von HESS (1958) und WIGGLESWORTH (1959) beschrieben wurden. Dass sich diese Gliafortsätze wie bei *Rhodnius prolixus* verästeln und, Mitochondrien enthaltend, bis in die Nähe des Kerns reichen, trifft bei *Polyphemus* nicht zu. Viel auffälliger ist hier die erwähnte, axiale, parallele Ausrichtung der „Rillen" auf dem Zellkörper.

Es scheint, dass bei *Polyphemus* die Motoneuronen direkt mit dem Tracheen-

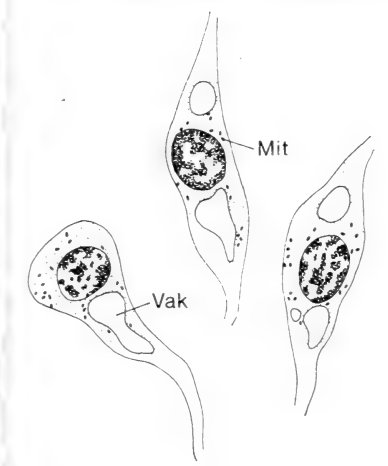
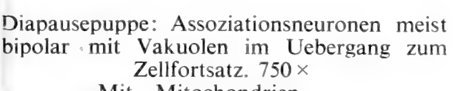


ABB. 4



Diapausepuppe: Assoziationsneuronen meist bipolar mit Vakuolen im Uebergang zum Zellfortsatz. 750 ×
Mit Mitochondrien
Vak Vakuolen

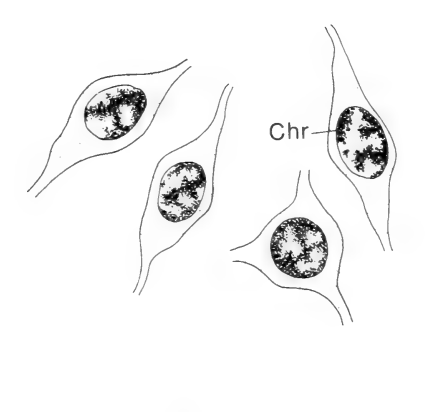


ABB. 5

Imago: Assoziationsneuronen. 750 ×
Chr Chromatin

system in Beziehung stehen. Jedes Axon wird von mindestens ein bis drei Tracheolen begleitet. In gewissen Schnitten können unmittelbar auf der Höhe des Axonabgangs Verzweigungen aus einer oder mehreren Tracheolen beobachtet werden. Diese Aeste können sich den Gliarillen einfügen und somit eine direkte Gasdiffusion zum Zellplasma ermöglichen. ROSS und TASSELL (1931) behaupten, bei der Heuschrecke sogar deutlich spiralisierte Tracheen zu sehen, die direkt ins Zellplasma ziehen. Das scheint für die Untersuchungen im Lichtmikroskop kaum glaubhaft, wurde durch das Elektronenmikroskop jedoch bestätigt (z.B. bei Muskeltracheolen, BIENZ 1969).

b. *Assoziationsneuronen*

Bei *Polyphemus* können zwei Arten von Assoziationsneuronen unterschieden werden. Ihre sichere Lokalisierung innerhalb des Cortex ist jedoch nur in der Diapausepuppe und zu Beginn der Imaginalentwicklung möglich.

Zwischen, über und unter den durchs Ganglion ziehenden Konnektivfasern findet sich eine Art, die wohl interganglionären Verbindungen dient (Abb. 4).

Die Zellen sind deutlich bipolar und nahezu parallel zur Längsachse des Ganglions gerichtet. Ihre Länge ist 25—35 μ, ihre Breite 10—15 μ.

Der Kern ist ellipsoid und misst etwa 9—12 μ. Sein Chromatingerüst koaguliert stark, sodass der Nukleolus oft mit an die Kernmembran gedrängt wird.

Diese Assoziationsneuronen sind wesentlich cytoplasmaärmer als die Motoneuronen. In der Regel sind nur zwei Vakuolen vorhanden. Sie befinden sich auf gegenübeliegenden Seiten des Kerns in der Axonmündung und besitzen oft

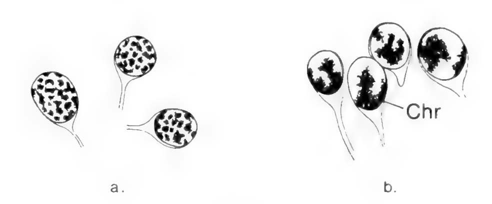


Abb. 6

Kleine Assoziationsneuronen: Nur geringer Cytoplasmagehalt. Zellmembran liegt der Kernmembran an. 750 ×
a) Diapausetier b) Imago
Chr Chromatin

kegelartige Form. Die auch hier gut mit Silber färbbaren Mitochondrien verteilen sich selten weiter als bis zu den Vakuolen ins Axon.

Wie die Motoneuronen verändern sich auch diese Assoziationsneuronen während der Imaginalentwicklung (Abb. 5). Die Mitochondrien sind bald nicht mehr färbbar, und die Vakuolen verschwinden. Die Zellform bleibt jedoch, den sich gegenüberliegenden Nervenfortsätzen angepasst, langgestreckt. Einige wenige Assoziationsneuronen sind sogar tripolar. Dementsprechend ist die Zell- und Kernform kugelig.

Eine viel zahlreichere zweite Art von Assoziationsneuronen befindet sich sowohl in der Puppe als auch in der Imago lateral des Neuropilems, im Bereich der motorischen Zentren und Nervenwurzeln. Die Funktion dieser Zellen ist nicht aus ihrer Lage zu schliessen. Sie können einfache Verbindungsneuronen sensibler oder motorischer Art oder aber Schaltzellen sein. Diese Zellen sind kugelig oder ellipsoid und unipolar (Abb. 6). Der Nervenfortsatz ist deutlich vom Zellkörper abgesetzt. Sowohl in der Diapause als auch in der Imago ermöglicht keine Färbung die Erkennung grösserer Cytoplasmamengen. In vielen Fällen liegt die Zellmembran wohl fast dem Kern an. Dieser Kern ist meist ellipsoid und misst 9—12 μ. Sein Chromatin ist im Diapausetier in auffälligen Grana verteilt, von denen sich der Nukleolus nicht unterscheiden lässt. In der Imago ballt es sich durch die Fixierung zu einem einzigen Klumpen zusammen, der oft der Kernmembran anliegt.

Im imaginal umgeordneten Cortex bereitet die Unterscheidung zwischen den Assoziationsneuronen und den Motoneuronen grosse Schwierigkeiten. Während der Imaginalentwicklung hat sich eine Anzahl grosser Assoziationsneuronen differenziert, die immer in nächster Nähe der Motoneuronen liegen. Es konnte nicht beobachtet werden, aus welchen der beiden für die Puppe beschriebenen Typen sich grössere Zellen differenziert haben. Vielleicht wurde ihre Art im Diapauseganglion nicht beachtet.

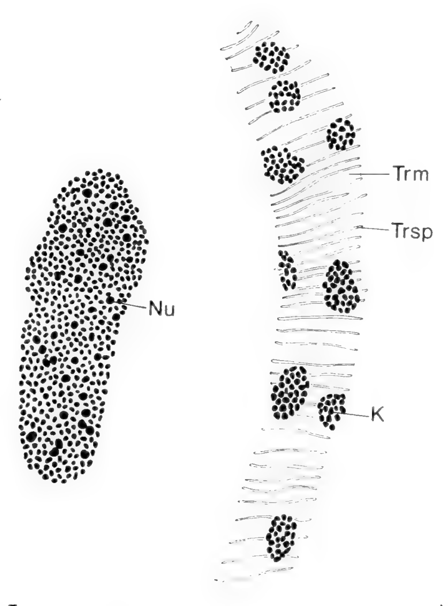


ABB. 7

Flacher Gliakern: Vielzahl von Nukleoli lässt auf Polyploidie schliessen.
Uebriges Chromatin regelmässig verteilt.
Keine Kernmembran sichtbar. 750 ×
Nu Nukleolus

ABB. 8

Ausschnitt aus einer Tracheenwand: Chromatin der Tracheenkerne liegt ausgebreitet der äussern Tracheenwand an. 750 ×
K Kern
Trm Tracheenmembran
Trsp Tracheenspiralen

c. *Gliazellen*

Bei den nicht-nervösen Gliazellen sind weder Cytoplasma noch Zellmembran sichtbar (Abb. 7). Selbst die Kernmembran ist unsichtbar. Doch dürfte die Form der Chromatinverteilung auf die Umgrenzung der Grana durch eine Membran schliessen lassen. Solche Kerne könne kugelig klein, spindelförmig lang oder flächenhaft ausgebreitet erscheinen. Da Gliazellen als Stützelemente dienen, scheinen sie jede jeweils notwendige Form einzunehmen. Die Vielzahl ihrer Nukleoli spricht für die Polyploidie der Zellen.

d. *Tracheenkerne*

Tracheenkerne sind in Form und Färbung nicht sehr verschieden von den Gliakernen (Abb. 8). Ihr Chromatin liegt meist als Granula einschichtig flach ausgebreitet der äusseren Tracheen- und Tracheolenwandung an. Auch bei ihnen ist die Kernmembran nur zu ahnen. Tracheenkerne sind in der Regel durch das Fehlen der auffälligen Nukleoli von den Gliakernen zu unterscheiden.

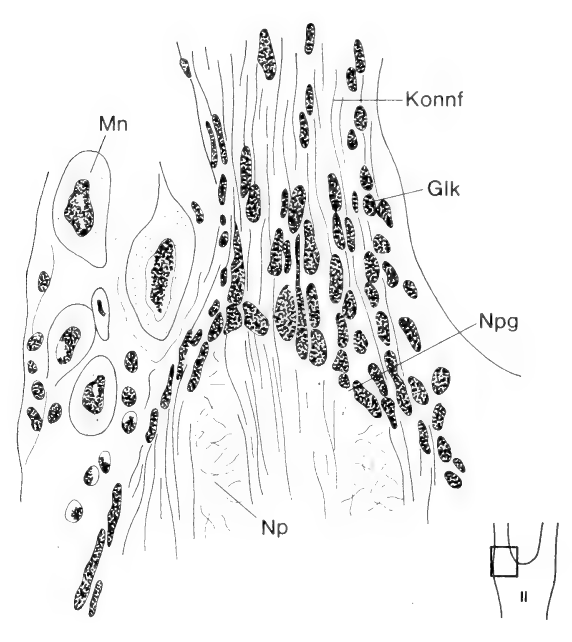


Abb. 9

Neuropilemgrenze = Linie, die die Ausdehnung der Glia- und Tracheenkerne innerhalb des Ganglions einschränkt. 292 ×

Glk	Gliakern	Np	Neuropilem
Konnf	Konnektivfasern	Npg	Neuropilemgrenze
Mn	Motoneuron		

Das Vorkommen von Glia- und Tracheenkernen ist sowohl in der Diapause als auch in der Imago auf den Cortex und die einzelnen Nerven beschränkt. Ins Neuropilem dringen die Kerne nicht ein. Hingegen liegen sie unmittelbar um diesen Faserkomplex viel zahlreicher als im übrigen Cortex (Abb. 9). Innerhalb eines Nerv, der eben ins Neuropilem mündet, scheinen sie auf eine scharfe, unsichtbare Grenze zu stossen, die seitlich in die Konturen des Neuropilems übergeht. Es liegt nahe, diese Linie als definitive Grenze zwischen Nerven und Neuropilem zu akzeptieren, wenn lichtmikroskopisch auch keine Membran sichtbar ist.

e. *Neuropilem*

Das Neuropilem von *Polyphemus* unterscheidet sich in seinen Grundzügen nicht von anderen bereits beschriebenen Neuropilemen. Interessant scheint lediglich, dass sich hier—im Gegensatz zu *Periplaneta* und der Biene—mit den Nervenfasern auch die Tracheolen mit Silber färben lassen. Dass es sich dabei tatsächlich um Tracheolen handelt, dürfte durch die Beobachtungen von Verzweigungen gesichert sein. Jedes Faserbündel innerhalb des Neuropilem ist fast von ebenso vielen, wenn nicht noch mehr Tracheolen begleitet. In einigen Schnittserien scheinen die Nervenfasern sogar schwächer mit Silber färbbar als die Tracheolen.

Interessant ist das Vorkommen eines völlig faser- und tracheolenfreien, 30—50 μ grossen Raumes im Zentrum aller drei Thoraxganglien. Es ist die einzige Stelle innerhalb des Neuropilems, die das Vorkommen einiger Glia- und Tracheenkerne gestattet.

f. *Perilemma*

Die Zweiteilung des Perilemma ist bei *Polyphemus* sehr deutlich:

Das innere, zellige **Perineurium** variiert beim Diapausetier in seiner Dicke zwischen 5 und 40 μ. Längs der Konnektive und der einzelnen Nerven umfasst es meist eine Zellage, zwischen den Konnektiven und rund um die Nervenwurzeln vier bis fünf. Die Zellen sind rundlich oder mehreckig und sehr cytoplasmareich. Mit fortschreitendem Ganglienwachstum während der Imaginalentwicklung werden sie offenbar alle in eine einzellige, der Neurallamelle anliegende Schicht gedrängt. Fast alle Zellen, eingeschlossen ihre Kerne, werden abgeflacht.

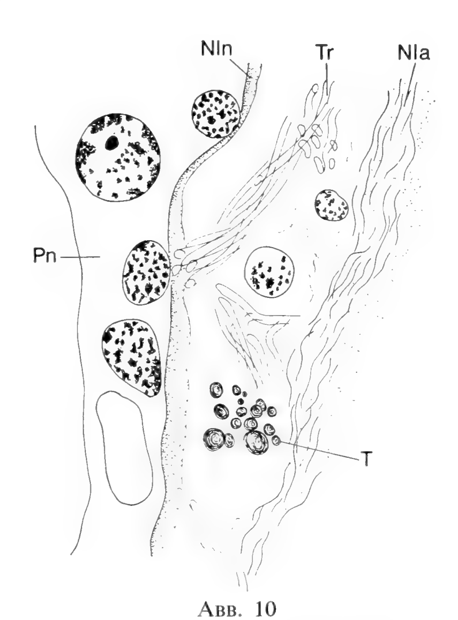


Abb. 10

8./9. Tag nach Entwicklungbeginn: Einer Häutung ähnlich wird die alte Neurallamelle von einer neuen abgelöst. 780 ×
Nla alte Neurallamelle — T Tröpfchen
Nln neue Neurallamelle — Tr Tracheen
Pn Perineurium

Die äussere, lichtmikroskopisch homogene **Neurallamelle** ist sowohl in der Diapausepuppe als auch in der Imago 7—8 μ dick. Etwa vom 7. bis zum 12. Entwicklungstag—in der Zeit gesteigerter Tracheenversorgung des Ganglions—scheint eine Ablösung der pupalen Lamelle, ähnlich einer Häutung des epidermalen Chitinpanzers, stattzufinden. In Ganglienschnitten vom 8./9. Tag werden stellenweise deutlich zwei Lamellen sichtbar (Abb. 10). Eine

innere, offenbar neue Lamelle, liegt direkt über den Perineuriumzellen und wird von zahlreichen Tracheenbüscheln durchwachsen. Eine äussere, alte Lamelle ist stellenweise bis zu 25 μ von der neuen entfernt. Wie die Ablösung dieser Puppenlamelle erfolgt, ist nicht bekannt. Sehr wahrscheinlich wird sie von den unzähligen einwachsenden Tracheenbüscheln gesprengt. Es ist anzunehmen, dass die alte Lamelle auch abgebaut wird, denn sie erscheint der neuen gegenüber schlechter färbbar. In der Imago ist sie jedenfalls nicht vorhanden. Zwischen den beiden Lamellen lassen sich vereinzelte, schwach färbbare Zellkerne erkennen. Es dürfte sich um Perineuriumkerne handeln, die mit der alten Neurellamelle vom Ganglion gelöst wurden. Ebenfalls zwischen den Lamellen können Ansammlungen grösserer Tröpfchen beobachtet werden. Ueber ihre Natur kann nichts ausgesagt werden.

g. *Zelluläre RNS- und DNS-Konzentration*

Mit einer Methylgrün-Pyronin-Färbung lassen sich auch bei *Polyphemus* die Nukleinsäuren anfärben. Dabei fällt auf, dass die Motoneuronen unmittelbar um ihren Kern eine höhere RNS-Konzentration als im übrigen Cytoplasma besitzen. Dies gilt auch für die beschriebenen bipolaren Assoziationsneuronen. Glia- und Tracheenzellen scheinen dagegen keine, oder ihrem niederen Cytoplasmagehalt entsprechend nur sehr wenig RNS zu besitzen.—Sämtliche Ganglienzellen sprechen jedoch im Kern deutlich auf die DNS-Färbung an.

4. Resultate der Nervenoperationen

Durch Durchtrennung einzelner Nervenstränge in der Diapausepuppe sollte nun die Reaktion der Ganglien untersucht werden. Es zeigte sich rasch, dass sich das ganze Nervenmuster durch den Eingriff nicht dem imaginalen angleicht.

a. *Degeneration*

Durchschnittene Nerven von *Antheraea polyphemus* vermögen nicht von den Stummeln aus direkt wieder zusammenzuwachsen. Die meisten Nerven sind im Diapausetier stark angespannt und retrahieren bei ihrer Durchtrennung zentripetal und zentrifugal. Auch bei noch aufeinanderstehenden Schnittflächen stellt sich keine Fusion ein. Das wäre beim IIN_c- und $IIIN_c$-Nerv wohl denkbar, da die Lage ihrer Stummel durch das Konnektiv und den N_1-Nerv fixiert bleibt (Skizze b, c).

Wenn wir einen Nerv im Diapausestadium durchtrennen, lösen wir bei *Polyphemus* die Degeneration seiner motorischen Wurzel aus. Dieser Vorgang ist sehr schön nach der Durchtrennung des mesothorakalen N_1-Nervs zu beobachten (Skizze a). Die Degeneration der angeschnittenen Fasern findet zu Beginn der Imaginalentwicklung statt. Die Zeit der Rückbildung steht mit der Länge

des am Ganglion verbliebenen Stummels in Zusammenhang. Wird der Schnitt durch den N_1-Nerv unmittelbar über dem Ganglion ausgeführt, ist schon etwa am 7. Tag nach Entwicklungsbeginn selbst im Bereich des Cortex jede Spur von Axonen verschwunden. Erfolgt die Unterbrechung jedoch erst vor der Einmündung

I
Nc
N1
N2
II
III
a)
b)
c)
d)
e)
f)
g)
h)
i)
k)
l)
m)

Skizzen der Nervenoperationen im Diapausetier

des vom Konnektiv herziehenden N_c-Nervs, ist zur genannten Zeit noch ein Stummel sichtbar. Dieser ist etwa auf ¼ seiner ursprünglichen Länge verkürzt. Spätestens bis zum 12./13. Tag nach Entwicklungsbeginn ist die motorische Wurzel des N_1-Nervs bis ins Neuropilem hinein verschwunden. An der Stelle der früheren Faserabgänge bildet der Cortex einen geschlossenen Verband. Das Perilemm ist ebenfalls geschlossen.

Vom motorischen Nervenstummel wird kein Wundverschluss gebildet. Die Neurallamelle kann schrumpfen; sie wird vermutlich sukzessive eingeschmolzen. Die Axone verkürzen sich, verlaufen aber parallel und scheinen lichtmikroskopisch unverändert. Sie liegen höchstens näher beisammen, was sich vielleicht durch das Zusammenfallen der dazwischen verlaufenden, angeschnittenen Tracheolen

erklären lässt. Erst kurz vor dem Neuropilem, im Bereich des Cortex, scheint sich die parallele Anordnung der Axone aufzulösen. Die Axone bilden ein Gewirr. Ob sie weiter verkürzt werden oder ob sie sich nun in irgendeiner Weise auflösen, konnte nicht verfolgt werden.

Es scheint, dass die Gliazellen, die nicht nur im Ganglion, sondern auch in freien Nerven zu finden sind, abgebaut werden. Wenigstens zum Zeitpunkt der

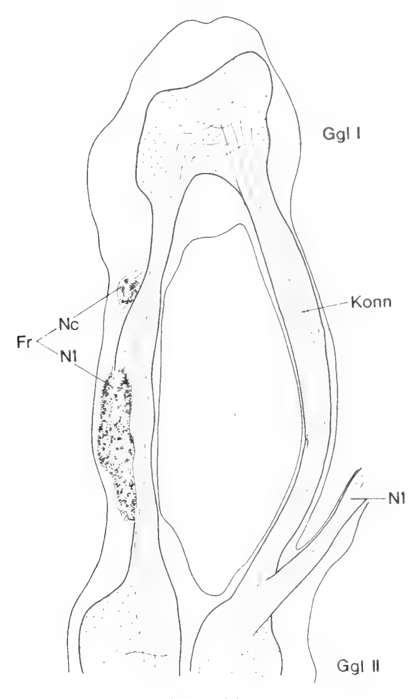


Abb. 11

Imago, Ggl. I-II: Faserreste des N_c- und N_1-Nervs aus der Diapause. 65 ×

Fr Faserrest
Ggl Ganglion
Konn Konnektiv
N Nerv

Fixierung, etwa am 12./13. Entwicklungstag, ist das Gliachromatin der degenerierenden Nervenstummel teilweise koaguliert. Die Zellen werden vermutlich korrelativ mit dem Verkürzen der Nervenwurzeln abgebaut. Sie sind weder im Stummel noch im bereits geschlossenen Ganglion in grösserer als normaler Anzahl anzutreffen.

Bei drei Tieren sind imaginal noch die Wege der ehemaligen Faserzüge innerhalb des Ganglions sichtbar. Es sind Lücken im Cortex oder entlang den Konnektiven, die eine fein granuläre, mit Silber färbbare Masse enthalten. Bei einem der Tiere ist je eine solche Lücke am Platze des Diapausen-N_c- und

-N_1-Nervs ausgespart geblieben (Abb. 11). Es könnte sich dabei um Axonreste handeln. Interessanterweise konnten solche Hinweise auf ehemalige Faserzüge nur bei Tieren gefunden werden, die eine etwas verlängerte Entwicklungszeit benötigten. Die Erscheinung mag sogar als physiologischer Defekt in der Entwicklung gewertet werden. Die den degenerierten Nerven zugehörigen Motoneuronen waren nicht verändert.

b. *Quantitative Veränderungen der Degeneration*

Da die Degeneration eines Nervenstummels bis ins Neuropilem zurück verläuft, muss an dieser Stelle eine Volumenabnahme erwartet werden. In Schnitten von Ganglien mit operierter und unoperierter Seite wurden die Neuropilemhälften mittels Planimetrierung volumetrisch berechnet und miteinander verglichen. Die Grenze zwischen Neuropilem und Cortex ist klar sichtbar, da im Neuropilem keine Glia- und Tracheenkerne vorkommen (Abb. 10). Die Mediane zur Trennung der Ganglienhälften ist durch die beiden Konnektivzüge und das zentrale, faserfreie Lumen gekennzeichnet.

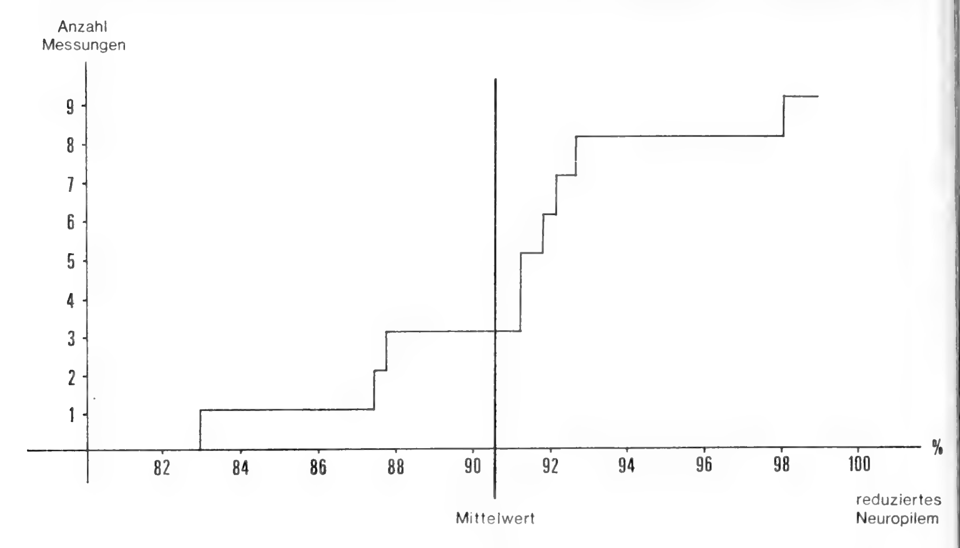
Nach der Durchtrennung und Degeneration eines IIN_1-Nervs entsteht auf der Operationsseite ein Neuropilemverlust von rund 9,4% (Tab. I und Diagramm).

TABELLE I

Volumenveränderungen innerhalb einer Neuropilemhälfte als Folge verschiedener Nervenoperationen
(normale unoperierte Seite = 100%)

operiert	IIN_c	IIN_1	IIN_2	IIN_{2+1}	$IIIN_c$
Ganglion I	99.3	125.0			
	95.6	119.0			
	95.5	113.5			
	95.4	110.7			
	77.0				
Ganglion II		98.0	99.5	99.0	96.7
		92.7	99.4	95.4	95.3
		92.2	93.4	94.7	94.9
		91.8	93.0	84.3	89.0
		91.3	91.6	82.6	87.6
		91.3	87.5	81.4	
		87.8	81.1	81.4	
		87.5	74.0	79.8	
		83.0		78.1	
				73.0	


Reduzierte Neuropilemhälften im Ganglion II nach IIN_1-Operationen: Summenhäufigkeit.



Die Zellzentren des IIN_1-Nervs liegen jedoch nicht in derselben Ganglienhälfte, aus der die betreffende Nervenwurzel selbst abgeht (Heinertz unpubl.). Ein erster Teil der Neuronen liegt vermischt mit Zellen des IIN_2-Nervs im lateralen Cortex der gegenüberliegenden Ganglienseite. Es sind nur unipolare Neuronen. Ein zweiter Teil liegt zwischen den hintern Konnektiven des Ganglions. Diese Zellen sind ebenfalls unipolar; ihre Neurite gabeln sich jedoch in der Ganglienmediane in zwei Aeste. Einer davon innerviert die linke, der andere die rechte Ganglienseite. —Es versteht sich von selbst, dass auf Grund dieses Faserverlaufs der effektive Neuropilemverlust nicht messbar ist. Auf das ganze Ganglion bezogen dürfte er den gemessenen Wert von 9,4% überschreiten.

Die Beobachtungen richteten sich ebenfalls auf die Zellzentren selbst. Der mediane Anteil des IIN_1-Nervs ist der einzige, dessen 5—7 Motoneuronen relativ isoliert liegen. Diese Zellzahl bleibt—wie 20 Zählungen ergaben—bis zur Imago konstant, auch wenn einer oder gar beide IIN_1-Nerven degenerieren. Auch während der Imaginalentwicklung zeigen diese Zellen keine Veränderungen. Man muss daraus schliessen, dass die Motoneuronen von der Faserdegeneration nicht beeinflusst werden.

Tabelle II

Volumenveränderungen eines IIN_1-Teilzentrums
(normale unoperierte Seite = 100%)

61.0
77.0
77.4
89.5
93.0

Das zweite Zentrum des IIN_1-Nervs—obwohl vermischt mit Zellen des IIN_2-Nervs—erlaubt volumetrische Vergleiche mit dem im Ganglion gegenüberliegenden Nerv (Tab. II). In einem solchen Zentrum entsteht nach der Degeneration eines IIN_1-Nervs ein Volumenverlust von rund 20,5%. Wenn schon die grossen Motoneuronen nicht von einer Degeneration betroffen werden, müssen sich kleinere Zellen irgendwie verändert haben. Der Versuch einer Kernauszählung bei zwei Tieren ergibt einen Ausfall von rund 20%.

Aus den Verlusten von Volumen und Gasamtzellzahl eines Zentrums könnte man Schlüsse in Bezug auf den Typ fehlender Zellen ziehen: Falls die prozentualen Verluste des Volumens grösser sind als diejenigen der Gesamtzellzahl, müssten grössere Zelltypen, z.B. Motoneuronen ausgefallen sein. Bei umgekehrten Verhältnissen wären es viele kleine Zellen. Da Volumen- und Zellverluste bei *Polyphemus* beide 20% betragen, dürften mittlere Zelltypen, ev. Assoziationsneuronen fehlen. Nicht ausgeschlossen ist, dass sich Ausfälle verschiedener Zellgrössen kompensieren.

Die nach einer spezifischen Nukleinsäurefärbung erscheinende, höhere RNS-Konzentration rund um den Kern operativ gestörter Motoneuronen (COHEN/JACKLET, 1963) konnte bei *Polyphemus* nicht beobachtet werden. Die am 4. Tag postoperativ erscheinende Reaktion bei *Periplaneta* könnte mit einer grösseren, ev. auch rascheren Regenerationbereitschaft im Zusammenhang stehen.

Eine Degeneration sensibler Nerven ist bei *Polyphemus* nicht möglich. Diese zentripetal durch die motorischen Nerven wachsenden Fasern erreichen in unoperierten Tieren die Ganglienkette etwa am 10.-12. Tag nach Entwicklungsbeginn. Diese Beobachtung konnte auf Grund einer später noch zu erläuternden Operation (S. 338) gemacht werden. Nach einer Nervendurchtrennung in der Diapausepuppe fehlt den sensiblen Fasern die Wegleitung zum Ganglion. Sie verlängern sich bis in dessen Nähe oder wachsen sogar daran vorbei (WIGGLESWORTH, 1953).

c. *Regeneration*

Für jeden degenerierten Nerv stellt sich die Frage nach einem Ersatz: Die thorakalen Ganglien von *Polyphemus* können während der dreiwöchigen Imaginalentwicklung bis zu 1,5 oder sogar 2,0 mm lange Regenerate bilden. Diese scheinen jedoch nicht an den Weg des degenerierten, normalen Nervs gebunden zu sein. Ihr Austritt aus dem Ganglion erfolgt nicht immer an der Stelle des degenerierten Nervs. Es können einzelne, wenig verästelte Regenerate gebildet werden (Abb. 13). Solche folgen oft ein Stück weit einem Konnektiv oder einem regulären Nerv und zweigen aus diesem ab. Es können aber auch Büschel äusserst feiner Regenerate sein, die an einer feinen Membran—vermutlich einem Rest des Fettkörpers—enden (Abb. 12). Diese Regenerate sind meist mit einer grossen Anzahl feiner Tracheen so dicht verbunden, dass sich eine Präparation sehr schwierig gestalten

kann. In zwei Fällen umwachsen die Nervenfasern die Tracheen mehr als einmal ringförmig. Kleine motorische Regenerate fusionieren auch unter sich und bilden Knoten.

Im Gegensatz zu *Periplaneta* (Bodenstein, 1957; Guthrie, 1961) fusionieren die motorischen Regenerate von *Polyphemus* nicht mit den einwachsenden, sensiblen Fasern. Die ihnen normalerweise zugeordneten Erfolgsorgane werden also nicht mehr motorisch versorgt. Deshalb unterbleibt auch während der

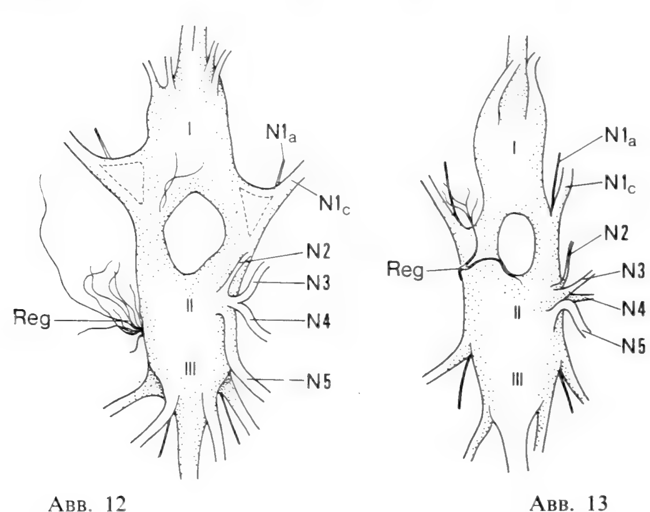


Abb. 12
Imago, Ggl. I-III ventral: Nerven 2—5 des Ganglion II nicht differenziert. Ein Büschel feiner Regenerate an ihrer Stelle. 14 ×

Abb. 13
Imago, Ggl. I—III, ventral: Regenerat an Stelle der Nerven 2—5. 14 ×
N Nerv
Reg Regenerat

Imaginalentwicklung die Differenzierung ganzer Muskelbündel (Nüesch, 1954/57; Basler, 1969).

Nach einer Durchtrennung des IIN_1-Nervs nahe dem Ganglion (Skizze a) ist die Verbindung zur Peripherie nicht gänzlich unterbrochen. Die normalerweise in die Wurzel des mesothorakalen Flügelnervs wachsenden sensiblen Fasern können die Ganglienkette trotzdem erreichen. Für sie besteht—wie in 13 Fällen beobachtet wurde—die Möglichkeit, über den bei der Operation stehen gelassenen IIN_c-Nerv ins Prothoraxganglion zu gelangen (Abb. 14). In der Zeit, in der sich der IIN_c-Nerv auf der unoperierten Seite dem Konnektiv entlang immer näher zum Mesothoraxganglion hinschiebt, rückt der nun von jeglichem Zuge freie IIN_c-Nerv gegen das Prothoraxganglion hin. Durch die von der Peripherie einwachsenden, sensiblen Fasern verdickt er sich oft noch, bevor er dieses Ganglion erreicht hat. Wie bei vier Tieren festgestellt wurde, findet diese Umleitung sensibler Fasern etwa am 10.—12. Tag nach Entwicklungsbeginn statt, noch während der Degeneration der motorischen Fasern des IIN_1-Stummels.

Verfolgt man solch einen Nerv zurück in den Thorax, zeigt es sich, dass er dem normalen imaginalen Flügelnerv sehr ähnlich ist. Der Hauptanteil seiner Fasern stammt aus dem Flügel. Daneben sind aber bis zu drei feine Aeste sichtbar, die zur Längsmuskulatur gehören. Hier stellt sich die Frage, ob tatsächlich auch

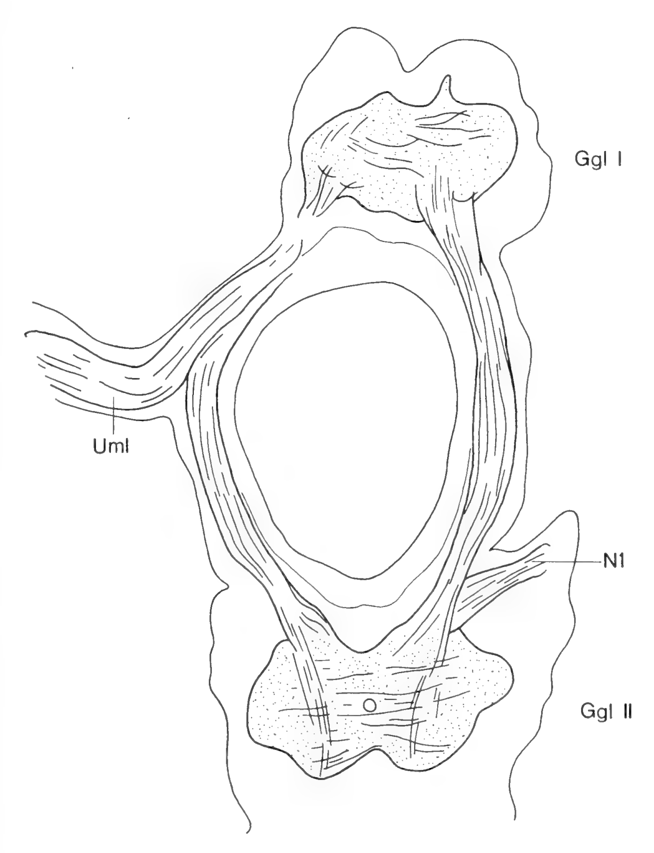


Abb. 14

Imago, Ggl. I—II: In der Diapausepuppe durchtrennter N_1 fehlt.
Vom Vorderflügel einwachsende, sensible Fasern werden nach dem Ganglion I umgeleitet. 65 ×
Ggl Ganglion
N Nerv
Uml Umleitung

Muskeln sensible Fasern aussenden. Um motorische Regenerationsfasern aus dem Prothoraxganglion dürfte es sich wohl kaum handeln.

Das genaue Ziel der im Prothorax einwachsenden sensiblen Fasern bleibt allerdings unbekannt. Sicher ist, dass die Fasern nicht durchs Konnektiv ins Mesothoraxganglion zurückwachsen. Ein grosser Teil verläuft im Prothoraxganglion mit den Konnektivfasern der operierten Seite nach cranial. Oft strahlt

ein Teil davon ins Neuropilem aus. Hie und da biegen auch Fasern über die Mediane hinweg auf die andere Ganglienseite ab.

Wie konsequent das Prothoraxganglion von den einwachsenden sensiblen Fasern als Ersatzziel gewählt wird, mögen Vergleiche seiner Neuropilemhälften zeigen. Die Seite der Umleitung vergrössert sich etwa um $^1/_6$ (Tab. I). Bei beidseitiger IIN_1-Operation führen die verdickten Nerven nahezu bilateralsymmetrisch

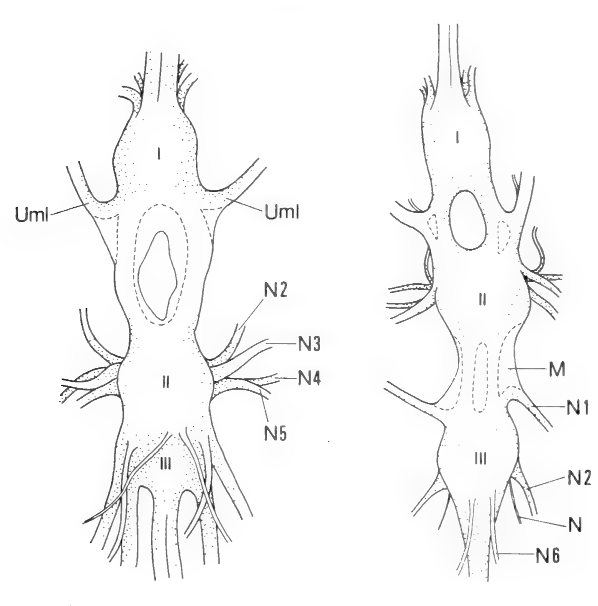


Abb. 15

Imago, Ggl. I—III: Beide Vorderflügelnerven fehlen am Ganglion. Beidseitige Umleitung der sensiblen Flügelnervfasern ins Ganglion I. 14 ×

Uml Umleitung

Abb. 16

Imago, Ggl. I—III, dorsal: Die Ganglien II und III sind nicht zusammengewachsen. Konnektive nur wenig verkürzt aber von einer gemeinsamen, feinen Membran umhüllt. 14 ×

M Membran N Nerv

ins Prothoraxganglion (Abb. 15). Sowohl im verkleinerten Mesothoraxganglion als auch im vergrösserten Prothoraxganglion entsteht in den Neuropilemseiten keine Differenz. Die Volumenzahlen dürften die sichere Reaktionsweise auf eine Nerv-IIN_1-Operation beweisen.

Die mesothorakalen und metathorakalen N_c-Nerven sind nicht nur in Bezug auf ihre Lage gleich (Skizze b, c), ihre Degeneration verursacht in den zugehörigen Ganglien auch denselben Neuropilemverlust. Im Prothoraxganglion beträgt dieser 7,4%, im Mesothoraxganglion 7,3% (Tab. I). Für den IIN_c-Nerv wurde einmal, für den $IIIN_c$-Nerv viel mal ein Regenerat gefunden.

Die Durchtrennung nur eines der beiden $IIIN_c$-Nerven (Skizze c, S. 333) während der Diapause vermag das Zusammenwachsen des zweiten und dritten

Thoraxganglion nicht zu beeiträchtigen. Nur die äussere Symmetrie der Ganglienkette wird etwas verschoben. Bei bleibender Gleichseitigkeit der Ganglien werden die Frontalebenen zwischen Meso- und Metathorax in verschiedener Weise gegeneinander verschoben. Von den imaginal verkürzten Konnektiven ist dasjenige der operierten Seite nur in zwei von sieben Fällen etwas länger geblieben.

Gemeinsam (Skizze d, S. 333) scheinen die beiden IIN_c-Nerven jedoch für das

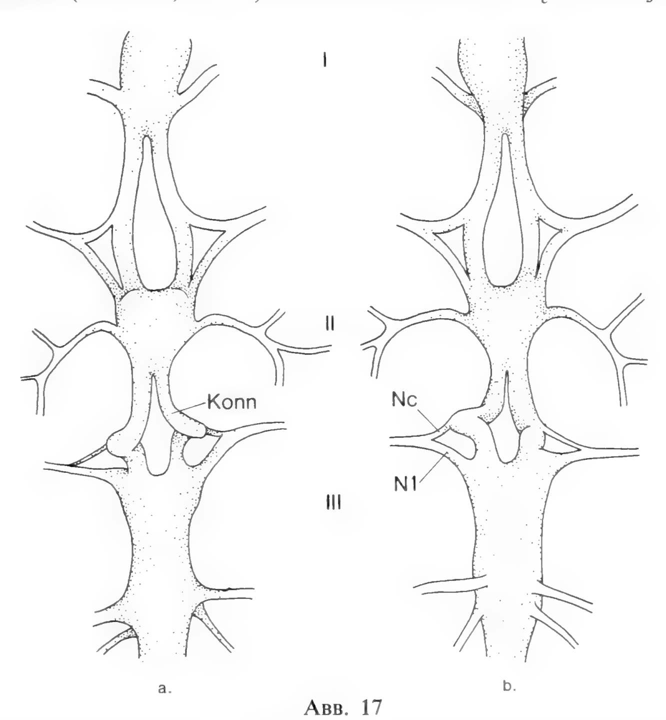


Abb. 17

Etwa 5. Tag nach Entwicklungsbeginn: $IIIN_c$-Nerv der Diapausepuppe scheint an der Konnektivverkürzung beteiligt. Konnektive stark durchgebogen. 14 ×
a) dorsal b) ventral
Konn Konnektiv
N Nerv

Zusammenwachsen des Meso- und Metathoraxganglion verantwortlich zu sein. Bei fünf operierten Tieren unterblieb nach Durchtrennung der beiden Nerven das normalerweise am 5. oder 6. Tag nach Entwicklungsbeginn stattfindende Zusammenschmelzen. Bis zur Imago wurde nur eine minime Konnektivverkürzung um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ erreicht (Abb. 16). Das Ganglion III ist in der thorakalen Längsachse zurückgeblieben. Die mesothorakalen Nervenwurzeln ziehen nach dem Ausfall des Ganglionzusammenschubs normal dorsal und ventral aus dem Ganglion. Die Hinterflügelnerven des Metathorax rücken im Normalfall ins dorsolaterale Ganglion hinauf und gehen in caudaler Richtung ab. Jetzt zweigen sie auf der Ebene der Konnektive fast rechtwinklig ab. Hie und da folgt einer von

ihnen noch ein kurzes Stück weit dem Konnektiv entlang nach vorn und biegt erst dann lateral ab (Abb. 16).

Da in der Puppe die Aeste des Mediannerv in Kontakt mit den beiden IIN_c-Nerven stehen, wurden sie bei drei Tieren versuchsweise allein durchgetrennt. Nach diesem Eingriff erfolgte das Zusammenwachsen der Ganglien jedoch normal.

Bei einem einzigen Tier liess sich etwa am 5. Tag nach Entwicklungsbeginn ein Verkürzungsstadium finden, das auf eine mechanische Wirkung des IIN_c-Nervs hinweist (Abb. 17). Die beiden N_c-Nerven sind völlig straff angezogen, währenddem die Konnektivstücke zwischen dem Meso- und Metathoraxganglion stark durchgebogen sind. Gleichzeitig sind auch die beiden $IIIN_1$-Nerven, in die die $IIIN_c$-Nerven einmünden, unverändert gestreckt. Mikroskopisch erscheint die Neurallamelle der Konnektive etwas gestaucht; die Nervenfasern verlaufen jedoch gestreckt. Jedenfalls fehlen zu diesem Zeitpunkt die Schlingenbildungen (Pipa, 1964; Schwager, 1970; Heinertz, unpubl.).

Eigenartigerweise bleiben die beiden unverkürzten Konnektive nicht bis zur Imago völlig unabhängig voneinander, wie sie es in der Puppe waren. Sie werden in eine feine Membran zusammengefasst. Ihre Neurallamellen verschmelzen jedoch nie (Abb. 16).

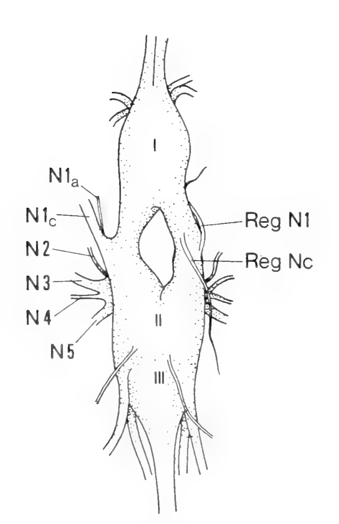


Abb. 18
Imago, Ggl I—III, dorsal: Regenerate für den IIN_c-und IIN_1-Nerv der Diapausepuppe wachsen ein Stück weit dem Konnektiv entlang. 14 ×
N Nerv Reg Regenerat

Die einseitige Durchtrennung des mesothorakalen IIN_c- und IIN_1-Nervs zusammen (Skizze e) ergibt sowohl im Prothorax- als auch im Mesothoraxganglion Neuropilemverluste, wie sie nach Durchtrennung der einzelnen Nerven entstehen. Regenerate entstanden bei sechs Tieren für beide Nerven unabhängig voneinander. Vom Prothorax- und Mesothoraxganglion her den Konnektiven folgend, können solche sogar sehr nahe aneinander vorbeiziehen (Abb. 18). Eine erneute Vereinigung stellt sich jedoch nie ein.

Die Umleitung der von der Peripherie her einwachsenden sensiblen Fasern ist diesmal ausgeschlossen. Bei allen operierten Tieren erscheint jedoch cranial vor dem dv_{1a}-Muskel ein sehr dicker Nerv (Abb. 19). Es handelt sich dabei eindeutig um den Flügelnerv, dessen sensible Fasern vielleicht ein Stück weit dem distalen, motorischen Stummel gefolgt sind. Bei vier Tieren zieht ein ansehnlicher Nerv in ventraler Richtung weiter. Dieser Nerv kann sich verzweigen. Seine längsten Aeste ziehen an den Ganglien I und II vorbei und gelangen bis in die mesothorakale Coxa. Immer an derselben Stelle, etwa auf ⅔ Höhe des dv_{1a}-

Muskels, verzweigt sich jeder Flügelnerv. Ein bis vier ebenfalls wieder verästelte Ausläufer ziehen horizontal über die voll ausgebildete dv-Muskulatur. In welcher Richtung allerdings diese Nerven gewachsen sind, ist ungeklärt. Sie könnten sich teilweise als die Nerven identifizieren lassen, die im Normaltier als Abzweiger des Flügelnervs die mesothorakalen Längsmuskeln versorgen. Einige der Nervenästchen enden tatsächlich in den lockeren Membranen, die die undifferenzierten

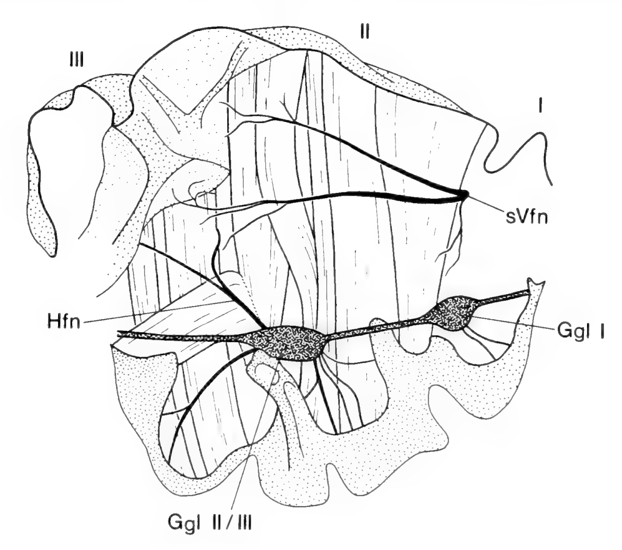


ABB. 19

Imago, Thorax I—III, linke Seite: Vorderflügelnerv fehlt am Ganglion. Sensible Fasern der Peripherie sind entwickelt, finden aber keinen Anschluss and die Ganglienkette. 7,2 ×

Ggl Ganglion
Hfn Hinterflügelnerv
sVfn sensibler Vorderflügelnerv

Muskeln umhüllen. Sensible Fasern aus diesen Muskeln sind aber zweifelhaft, da solche bisher immer als Abkömmlinge der Epidermis gefunden wurden (WIGGLESWORTH, 1953). Neben diesen Nervenästen verlaufen aber noch solche, die frei in einem nicht-zellulären, lockeren Füllmaterial der operierten Thoraxseite enden. Man könnte daraus schliessen, dass nicht alle sensiblen Flügelnerven nach ventral wachsen, sondern als selbständige Nerven horizontal abzweigen.

In einem der operierten Tiere entstand eine eigenartige Nervenschlaufe in sagittaler Lage (Abb. 20). Sie ist wahrscheinlich durch das Zusammenwachsen zweier Nervenäste entstanden. Da diese Schlaufe überall gleich dick ist, dürften darin die Fasern der beiden Nerven in einander entgegengestzten Richtungen wachsen; so dass die Fasern des einen Astes im andern wieder gegen den Flügelnerv zurückwachsen. Ob sie ihn längenmässig allerdings wieder erreichen, bleibt ungeklärt.

Die Durchtrennung des IIN_2-Nervs in der Diapause (Skizze f, S. 333) löst auf der unoperierten Ganglienseite einen Neuropilemverlust von 20,1% aus (Tab. I). Dieser Wert dürfte dem ganzen Faserverlust entsprechen, denn die beiden Zentren und der Abgang des Nervs liegen auf derselben Ganglienseite. Die vom Nerv normalerweise versorgten Beinmuskeln sind weitgehend ausgefallen. In sechs Tieren traten Regenerate auf. Es können ganze Büschel (Abb. 12) oder nur einzelne kurze, feine Nerven sein (Abb. 13). Ein Vergleich der Regenerate mit den normalen vier Nerven der Imago lässt sich aber nicht ziehen. Im Gegensatz zu den Regeneraten für N_1-Nerven folgen sie wohl kaum einem Konnektiv. In drei Fällen steht in der Imago an Stelle der mesothorakalen, ventralen Nerven ein einziger, jedoch relativ dicker Stummel. An seinem stumpfen Ende und seitlich spriessen einige feine, sehr kurze Nerven (Abb. 21/22). Ob es sich bei solchen Stümpfen noch um den Rest des N_2-Nervs aus der Puppenzeit handelt, konnte nicht abgeklärt werden.

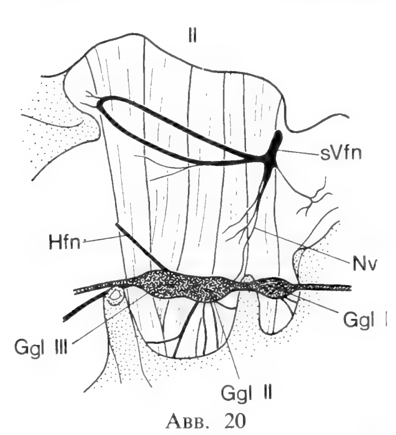


ABB. 20

Imago, Th. II, linke Seite: Vorderflügelnerv fehlt am Ganglion. Zwischen dem sensiblen Nerv aus dem Vorderflügel und dem Ganglion II besteht jedoch eine feine Verbindung.—Sensible Fasern fusionieren und bilden eine Schlaufe. 7,2 ×

Ggl Ganglion
Hfn Hinterflügelnerv
Nv Neuverbindung
sVfn sensibler Vorderflügelnerv

Die von der Peripherie einwachsenden sensiblen Fasern des Beinnervs verlängern sich sehr stark. Sie ziehen fast in gerader Richtung zwischen der mesothorakalen dv- und dl-Muskulatur hindurch und am Bauchmark vorbei nach dorsal. Spätestens etwa auf der Höhe der Ganglien gabelt sich fast jeder Beinnerv. Seine längsten Aeste ziehen über den Ansatz der dv-Muskeln hinaus unter das mesothorakale Scutum. Motorische Regenerate und sensible Stränge wachsen aneinander vorbei, fusionieren aber nicht.

Je mehr Nerven durchtrennt werden, desto kleiner wird das Neuropilem (Tab. I). Werden in der Diapausepuppe alle Nerven einer mesothorakalen Ganglienseite zugleich durchtrennt (Skizze g, S. 333). verliert die betreffende Neuropilemhälfte des Prothorax wiederum rund 8% ihres Volumens. Der Mesothorax verliert 15,1%. Vergleicht man den Neuropilemverlust nach gemeinsamer IIN_1- und IIN_2-Durchtrennung mit der Summe der Verluste für einzelne Nervendurchtrennungen, ergibt sich eine Volumendifferenz von 4,4%. Ein grösserer operativer Eingriff veranlasst das Ganglion offenbar zu grösseren motorischen Regenerationen. Einen Unterschied zwischen Regeneraten, die für den Puppen-IIN_1- und -IIN_2-Nerv gebildet wurden, ist nicht sichtbar.

Die dem geschnittenen IIN_1- und IIN_2-Nerv zugehörigen sensiblen Fasern

wachsen wie gewöhnlich zentripetal ein. Dabei kreuzen sich die zentripetal ziehenden Flügelnerven und die dorsal ziehenden Beinnerven oft in nächster Nähe (Abb. 23), wachsen aber nicht zusammen.

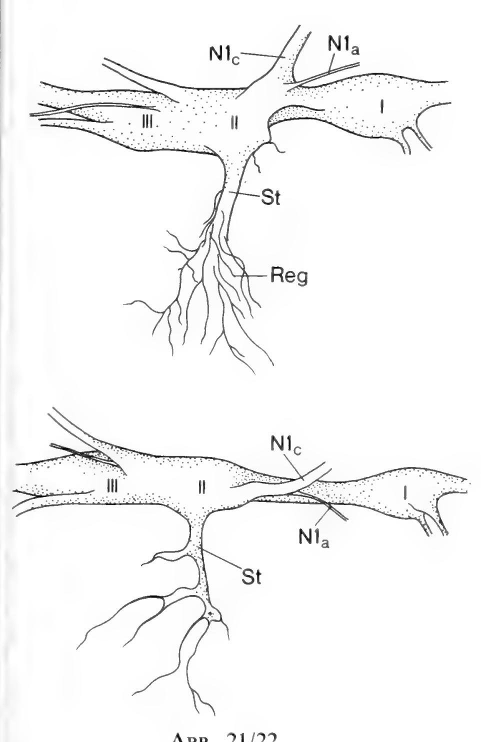


ABB. 21/22

Imago, Ggl. I—III, rechte Seite: IIN_2-Nerv der Diapause persistiert vermutlich, differenziert aber nicht zu den vier Imaginalnerven. Aus ihm sind zahlreiche, feine Regenerate ausgewachsen. 14 ×

N Nerv
Reg Regenerat
St Stummel

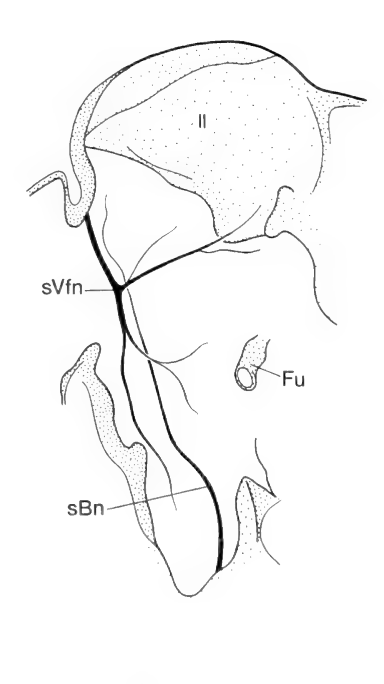


ABB. 23

Imago, Th. II, rechte Seite: Mangels motorischer Leitbahnen zum Ganglion II sind sensible Fasern des Vorderflügelnervs und des Beinnervs selbständig in ventraler bzw. dorsaler Richtung ausgewachsen. 14,5 ×

Fu Furka
sBn sensibler Beinnerv
sVn sensibler Flügelnerv

Bei drei Tieren konnte nach der Durchtrennung des IIN_c- und des IIN_1-Nervs eine feine Neuverbindung zwischen dem Bauchmark und dem peripheren Nervenstumpf festgestellt werden. Die neue Verbindung führte in zwei Fällen vom sensiblen Flügelnerv direkt ins Mesothoraxganglion (Abb. 20). Irgendeine Fusionsstelle zwischen einem zentripetal und einem zentrifugal wachsenden Nerven konnte nicht gefunden werden. Es kann nicht entschieden werden, ob die Neuverbindung sensibler oder motorischer, ev. gemischter Art ist. Die vom IIN_1-Nerv normalerweise versorgte Muskulatur war nicht besser ausgebildet als

bei vollkommenem Verlust der Nervenverbindung (Nüesch, 1954/57/59/68; Basler, 1969).

Im dritten Tier führte die neue Verbindung seltsamerweise vom distalen sensiblen Flügelnerv des Mesothorax zum Konnektiv zwischen Suboesophageal- und Prothoraxganglion. Es scheint sich wirklich um eine zusätzliche Nervenverbindung zu handeln, denn die Nerven des Prothoraxganglion sind in normaler Lage vorhanden.

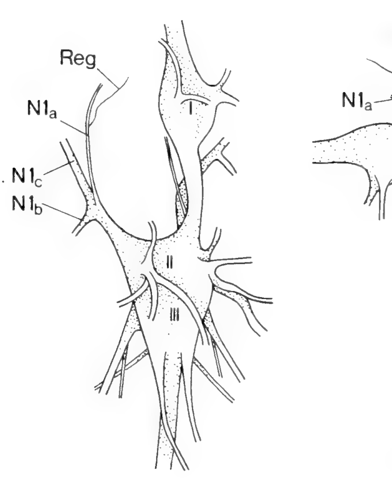


Abb. 24

Imago, Ggl, I—III, ventral: Da das rechte Konnektiv fehlt sind die Ganglien in ihrer Lage verschoben. Ev. feines Konnektivregenerat. 14 ×

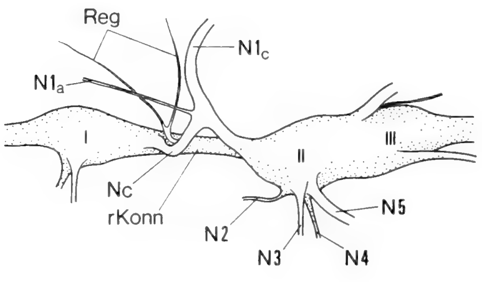


Abb. 25

Imago, Ggl. I—III, linke Seite: Linkes Konnektiv fehlt. Verbindung zwischen den Ganglien I und II wird vom IINc-Nerv der Diapause aufrecht erhalten. Ein Konnektivregenerat aus dem Ganglion II führt nicht ins Ganglion I. 45 ×

N Nerv
Reg Regenerat
rKonn rechtes Konnektiv

d. *Durchtrennung der Konnektive*

Die Durchtrennung eines oder mehrerer Konnektive beeinträchtigt die Beweglichkeit sowohl der Puppe als auch der Imago nicht. Bereits fünf Minuten nach der Operation ist ein Diapausetier fähig, mit dem Abdomen zu kreisen. Der Verletzungsgrad der Konnektive beeinflusst jedoch die Länge der Imaginalentwicklung. Von sieben Tieren, denen ein Konnektiv durchtrennt wurde, waren alle nach 4—4½ Wochen Imagines. Fünf Tiere, denen beide Konnektive durchtrennt wurden, benötigten 6—7 Wochen Entwicklungszeit. Offenbar wird aber nicht die ganze Entwicklungszeit verzögert, sondern nur eine bestimmte Phase: Der Thoraxverschluss erfolgt normal, wie nach Nervenoperationen. Bei allen Tieren, deren Konnektive durchtrennt wurden, beginnt die gut durch die Puppenhülle sichtbare Augenpigmentierung etwa am 10. Tag vor dem Schlüpfen. Nach den Tabellen von Nüesch (1965) ist das der richtige Zeitpunkt während einer Normalentwicklung. Zu welchem Zeitpunkt allerdings die Imaginalentwicklung

einsetzt, konnte ohne die Beobachtung der Genitalanlagen nicht ermittelt werden.

Die Frage bleibt offen, ob dem Wundverschluss sogleich eine verlangsamte Imaginalentwicklung folgt oder ob diese zu einem späteren Zeitpunkt — dann aber normal — einsetzt.

Die Untersuchungen der imaginalen Ganglien nach Konnektivoperationen zeigten folgende Resultate: Der Schnitt durch ein pro-mesothorakales Konnektiv (Skizze h, S. 333) verschiebt die Lage der Ganglien in Bezug auf die Thoraxachse. Die Ganglien stehen schräg zu dieser Achse, da ihre Operatiosseiten infolge eines fehlenden Konnektivzugs nach vorne bzw. nach hinten retrahieren. Die Ganglien werden äusserlich asymmetrisch (Abb. 24). Sowohl das Prothoraxals auch das Mesothoraxganglion drehen mit der Operationsseite nach ventral ab. Insbesondere ihre ventralen Nerven müssen stärker ausbiegen.

Bei vier Tieren bleibt nach einem Schnitt direkt vor dem Mesothorakalganglion (Skizze i, S. 333) eine indirekte Verbindung über den IIN_1- und IIN_c-Nerv der Diapausepuppe bestehen (Abb. 25). Diese beiden Nerven werden bis zur Imago voll weiterentwickelt. Nur ihr Zusammenschluss wird nicht in den Mesothorax zurückverlegt. Er bleibt etwa auf halber Distanz zwischen Pro- und Mesothoraxganglion stehen oder wird sogar etwas gegen das Prothoraxganglion hingezogen. Es wäre denkbar, dass diese pro-mesothorakale Brücke als Weg für regenerierende Konnektivfasern gewählt würde. Der IIN_c-Nerv verdickt sich aber nie so stark wie z.B. durch die Umleitung der sensiblen Flügelnerven. Daraus lässt sich schliessen, dass selbst wenn eine reguläre Verbindungsmöglichkeit bestehen bleibt, die Ganglien I und II nicht nach einer umfangreichen Regeneration bestrebt sind.

Nach der Durchtrennung eines meso-metathorakalen Konnektivs (Skizze k, S. 333) bei drei Tieren, stellten sich dieselben, bereits beschriebenen Asymmetrien ein. Dazu kommt, dass das Zusammenwachsen der betreffenden Ganglien II und III in der Imaginalentwicklung unterbleibt.

Die Durchtrennung beider Konnektive zwischen zwei Ganglien (Skizze m, S. 333) hat eine Verkürzung der beiden Bauchmarkstücke im Thorax zur Folge. Die Ganglien, zwischen denen die Konnektive durchschnitten wurden, weichen weit auseinander. Das Prothoraxganglion, das normalerweise zwischen der Furka I und der Spina liegt, wird über die Furka I hinweg kopfwärts gezogen. Die prothorakalen Beinnerven müssen in caudaler Richtung ziehen. Das Meso- und Metathoraxganglion liegt gleich hinter der Furka II. Die Hinterflügelnerven können in fast rechtem Winkel direkt lateral abzweigen.

Bei zwei Tieren, deren Konnektive beidseitig, doch zwischen verschiedenen Ganglien durchtrennt wurden (Skizze l, S. 333), entstanden ganz verschiedene imaginale Symmetrien.

Die Fasern der Konnektivstummel degenerieren mindestens bis ins Neuropilem derjenigen Ganglien, die der Schnittstelle unmittelbar anliegen. Das Neuropilem der Operationsseite verkleinert sich um ungefähr 5%. Gleiche Messungen

bestätigen eine Degeneration über zwei Ganglien. Wie weit die Fasern tatsächlich degenerieren, dürfte verschieden sein.

Wie für durchtrennte Nerven können sich auch für Konnektive Regenerate bilden. Da die Nervenfasern im Normalganglion über kurze Strecken mit den Konnektivfasern verlaufen oder sie kreuzen können, lassen sich umgekehrt die Regenerationsfasern von den Nerven wegleiten. Es wurden drei Tiere mit Regeneraten gefunden (Abb. 25).

II. EINGRIFFE AN EPIDERMIS UND MUSKULATUR IM DIAPAUSESTADIUM

1. Einleitung

Bei *Antheraea polyphemus* und *Antheraea pernyi* sind wie bei *Calliphora* (Perez, 1910) und *Drosophila* (Tiegs, 1955) die thorakalen Muskelanlagen bereits in der Puppe mit der Epidermis verbunden (Nüesch 1955; Eigenmann 1965, Basler, 1969). Die Verlagerung der differenzierenden Muskeln während der Imaginalentwicklung konnte bei *Simulium ornatum* (Hinton, 1961) durch lokal verschiedenes Epidermiswachstum erklärt werden.

Bei *Galleria melonella* (T. S. Sahota/W. E. Beckel, 1967) entwickeln sich die Muskeln aus unabhängig im Puppenthorax liegenden Myoblastenansammlungen. Nur ganz bestimmte Epidermisbereiche sind zur Verankerung eines Muskels bestimmt. Der Austausch von Epidermisstücken, die für Längs- und Dorsoventralmuskeln vorgesehen sind, lässt die differenzierenden Muskelfasern ihren spezifischen Ansatzstellen nachwachsen. Die imaginalen Thoraxmuskeln sind nachher falsch orientiert. Ein Längsmuskel setzt als dorsoventraler, ein dorsoventraler als Längsmuskel an.

In den vorliegenden Untersuchungen wurden im Puppenthorax von *Antheraea polyphemus* dorsale Epidermisstücke mit den Muskelansätzen herausgeschnitten.

Es stellten sich damit die Fragen:

— Wie weit kann das imaginale Thoraxskelett nach einem Epidermisverlust ausdifferenziert werden?
— Wie reagieren die Muskelanlagen auf die Loslösung von ihren Ansatzstellen?

2. Entwicklung des Aussenskelett

Bei sorgfältiger Präparation lassen sich im Diapausestadium Stücke der chitinösen Puppenhülle von einem darunterliegenden, äusserst dünnen Häutchen,

der durchsichtigen Epidermis, abheben (Abb. 26). Sie ist hie und da mit etwas Fettkörper behaftet. Während der Imaginalentwicklung scheidet sie Kutikularsubstanz aus und verleiht dem Tier die neue Form. Bereits im Diapausestadium lässt sich die Segmentierung erkennen. Deutliche Epidermisfurchen bilden die Antecosta. Von ihnen aus werden sich im Verlauf der Imaginalentwicklung die muskelbesetzten Postnota und Phragmata bilden.

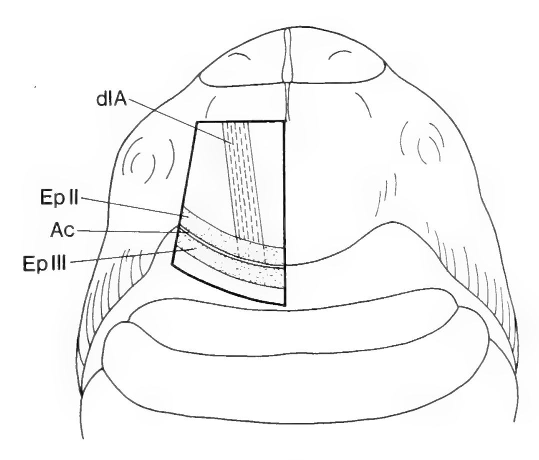


Abb. 26

Puppenthorax dorsal: Operationschema für Epidermis und Muskelanlagen. ca. 7,5 ×

Ac	Antecosta
dlA	Längsmuskelanlage
Ep II	Epidermis, Thorax II
Ep III	Epidermis, Thorax III

Trennt man in der Diapausepuppe Epidermisstücke heraus, lässt sich durch ein Plastikfenster trotzdem die Bildung eines geschlossenen Tergits beobachten. Schon am 8. Tag nach Entwicklungsbeginn hat sich ein von den Epidermiskanten herwachsender Wundverschluss gebildet, der den Fettkörper vom Plastikfenster wegzieht. Wie die unverletzte Epidermis erscheint auch das Regenerationsgewebe am 10.—12. Tag nach Entwicklungsbeginn als durchsichtige, glatte, glänzende Hülle. Die Chitinausscheidung hat bereits begonnen. Die rundliche Gestalt der Hülle lässt die Form des Schmetterlingsthorax gut erkennen. Wenige Tage später erscheinen die noch farblosen Haarschuppen. Die Regenerationsepidermis bildet ebenso zahlreiche und lange Schuppen wie die normale Epidermis. Die Pigmentierung über einer Regenerationsepidermis erreicht nur einen schwach braunen Ton. Bei drei operierten Tieren blieb sie sogar hellgelb.

Ein einfacher Schnitt durch die Epidermis des Diapausetiers hatte bei fünf Tieren keinerlei Einfluss auf die Form des imaginalen Thorax.

Die Entfernung ganzer Epidermisstücke lässt immer nur ein vereinfachtes Skelett entstehen. Die Differenzierung der Segmentgrenzen kann ausbleiben.

Welche Folgen die Entfernung von Epidermisstücken haben kann, sei an einigen Beispielen erörtert:

Wird in der Diapausepuppe eine Hälfte der epidermalen Antecosta zwischen Meso- und Metathorax herausgeschnitten (Abb. 26), fehlt in der Imago die entsprechende Postnotum- und Phragmahälfte. Bei neun Tieren entstand ein durchgehender Tergit. Das Skelett der unoperierten Thoraxseite differenziert sich immer

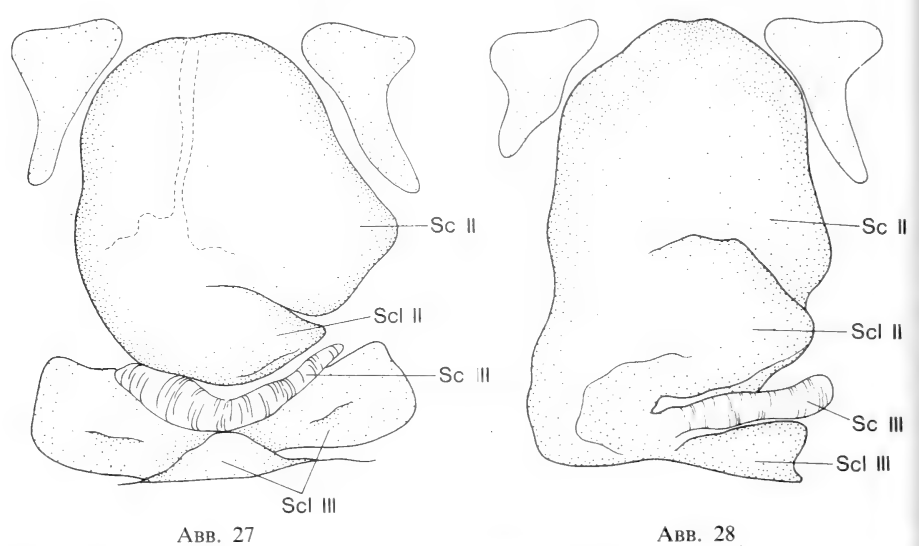


Abb. 27

Imago, dorsaler Thorax: Linker Thorax II besteht aus einem einheitlichen Scutum-Scutellum-Teil. ca. 7,5 ×

Abb. 28

Imago, dorsaler Thorax: Einfacher Meso-Metathorakaltergit auf der linken Seite. ca. 7,5 ×
Sc Scutum
Scl Scutellum

normal. Eine Postnotum- und Phragmaregeneration über die Mediane hinweg erfolgt nie.

Die unmittelbar der Antecosta anschliessenden Zellverbände sind von grosser Bedeutung für die äussere, imaginale Thoraxgestalt.

Entfernt man z.B. sehr viel cranial der Antecosta anschliessende Epidermis (Abb. 26), fehlt in der Imago die Unterteilung des Mesothorax in Scutum und Scutellum (Abb. 27). Bei acht Tieren bildete der Mesothorax eine einheitliche Rundung. Bei einseitiger Operation ist im Vergleich zur normal entwickelten Thoraxhälfte eine Volumeneinbusse festzustellen. Meistens ist das metathorakale Scutum etwas nach vorn gezogen. In einem Falle ist sogar der laterale Scutellumteil des Metathorax etwas vergrössert (Abb. 27), um gewissermassen den mesothorakalen Scutumausfall zu kompensieren. So nimmt der Metathorax eine asymmetrische Gestalt an, auch wenn er selbst nicht operiert wurde.

Wird der Antecosta caudal anschliessende Epidermis entfernt, differenziert

sich — wie in sechs Fällen beobachtet wurde — auch für den Metathorax nur ein vereinfachter Tergit ohne die im Normaltier typische Ausformung.

Das Herausschneiden der Antecosta und genügend cranial und caudal anschliessender Epidermis veranlasst schliesslich — was bei allen fünf Tieren der Fall war — die Bildung eines einheitlich gewölbten Meso-Metathorakaltergits

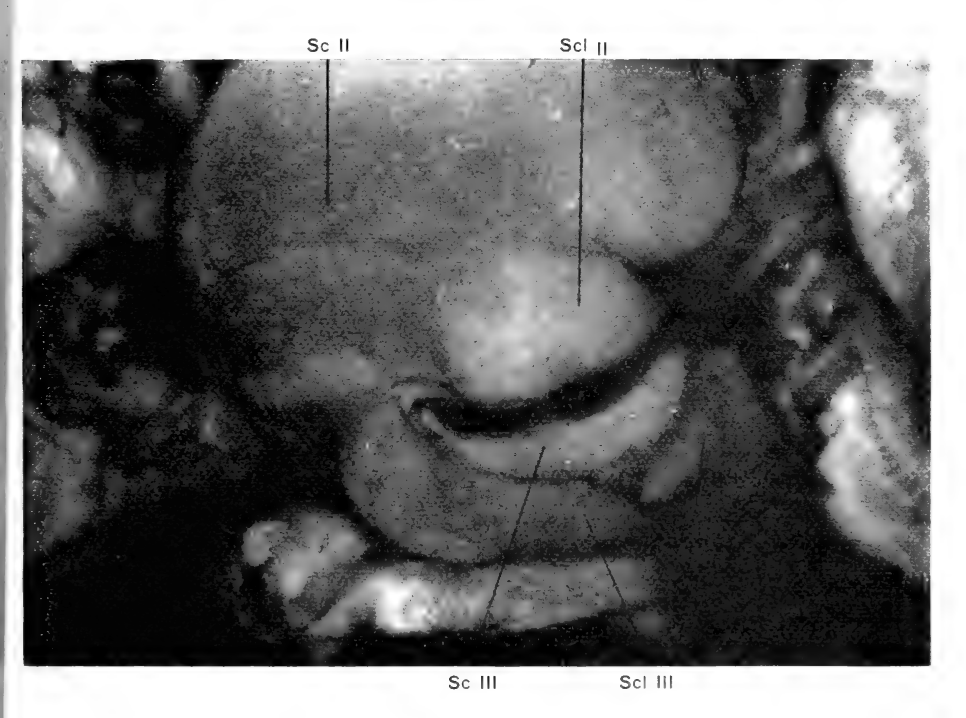


Abb. 29
Imago, dorsaler Thorax: Linker Thorax III unentwickelt. 7,5 ×
Sc Scutum
Scl Scutellum

(Abb. 28/29). Dieser erreichte nur bei einem Tier die normale Ausdehnung einer unoperierten Seite. Bei den andern vier Tieren war er deutlich verkleinert.

Gelangen Epidermisfragmente ins Thoraxinnere, entwickeln sich deutliche Chitinstrukturen (Abb. 33, 35, 36). Häufig sind es Hohlkugeln. Sie sind dadurch entstanden, dass sich das Epidermisfragment zu einer Blase zusammengeschlossen und nach innen Chitin ausgeschieden hat (Piepho, 1938). Alle diese Chitinstrukturen sind immer gelb bis hellbraun, also pigmentiert.

3. Entwicklung der Muskulatur

Die Anlage der thorakalen Längsmuskulatur ist im Diapausetier nur durch die parietale Fettkörperschicht von der Epidermis getrennt und in der Antecosta verankert (Abb. 26). Während der Imaginalentwicklung differenzieren sich aus dieser einen Anlage fünf Längsmuskelbündel. Diese werden mit dem Einwachsen der Phragma und Postnotum von der Rückenmitte her ins Thoraxinnere versenkt (Eigenmann, 1965; Basler, 1969).

Löst man das caudale Ende der mesothorakalen Muskelanlagen durch einen einfachen Schnitt von der Antecosta, so sind in der Imago — wie bei fünf Tieren beobachtet wurde — die fünf Längsmuskeln differenziert und normal am Postnotum und Phragma verankert. Also sind die Muskelfasern erneut wieder an der Epidermis festgewachsen.

Da die Entfernung der Antecosta zwischen Meso- und Metathorax den Ausfall des imaginalen Postnotum und Phragma II bewirkt, wird auch die normale Ansatzstelle der entsprechenden Längsmuskulatur eliminiert. Doch schon die lebhaften Senkbewegungen der Flügel einer Imago zeigen an, dass die dafür verantwortliche Längsmuskulatur den Thorax bewegen kann. Zur Bestätigung, dass wirklich die Vorderflügel bewegt wurden, wurden die Hinterflügel abgeschnitten.

Oeffnet man den Thorax eines lebenden Tieres und reizt elektrisch die in ansehnlichem Umfange vorhandene Muskulatur, antwortet sie mit Zuckungen.

Wo Postnotum und Phragma fehlen, ist die Anordnung der Längsmuskulatur jedoch eine völlig neue. Eine genaue Richtlinie für diese Umorganisation kann nicht gegeben werden. Darum seien hier auch nur einige der häufigsten Reaktionen, die eine Operation auslöst, angeführt:

Im Thoraxinnern, wo normalerweise die meso- und metathorakalen Längsmuskeln am Postnotum und Phragma II ansetzen, dehnt sich bei allen Tieren ein mehr oder weniger umfangreiches, lockeres, nicht-zelluläres Füllmaterial aus. Es besteht aus feinen Membranen — vermutlich Resten des Fettkörpers — und reichverzweigten Tracheen.

Bei acht von elf Tieren sind alle oder nur Teile der meso- und metathorakalen Längsmuskeln zum Tergit, teilweise sogar zum oberen Pleurit gewachsen. Das bedeutet, dass die mesothorakalen Bündel an ihrem hintern, die metathorakalen an ihrem vordern Ende gegen dorsal und lateral ausbiegen (Abb. 30). In vielen Fällen wurde auch der Herzschlauch mit der Muskulatur zur Seite gezogen.

Die beiden oberen, mesothorakalen dl_{1d}- und dl_{1e}-Muskeln wachsen in der Regel zum dorsalen Tergit als neuer Ansatzstelle. Bei zwei Tieren bleibt der dl_{1e}-Muskel sogar sehr kurz und biegt stark nach oben ab. Das dl_{1d}-Bündel

wächst unter ihm hindurch und setzt etwas weiter caudal, ebenfalls dorsal an.

Für die weiter im Thoraxinnern gelegenen dl_{a-c}-Muskeln gestaltet sich eine neue Verankerung wesentlich komplizierter. Die Bündel können nicht gesamthaft

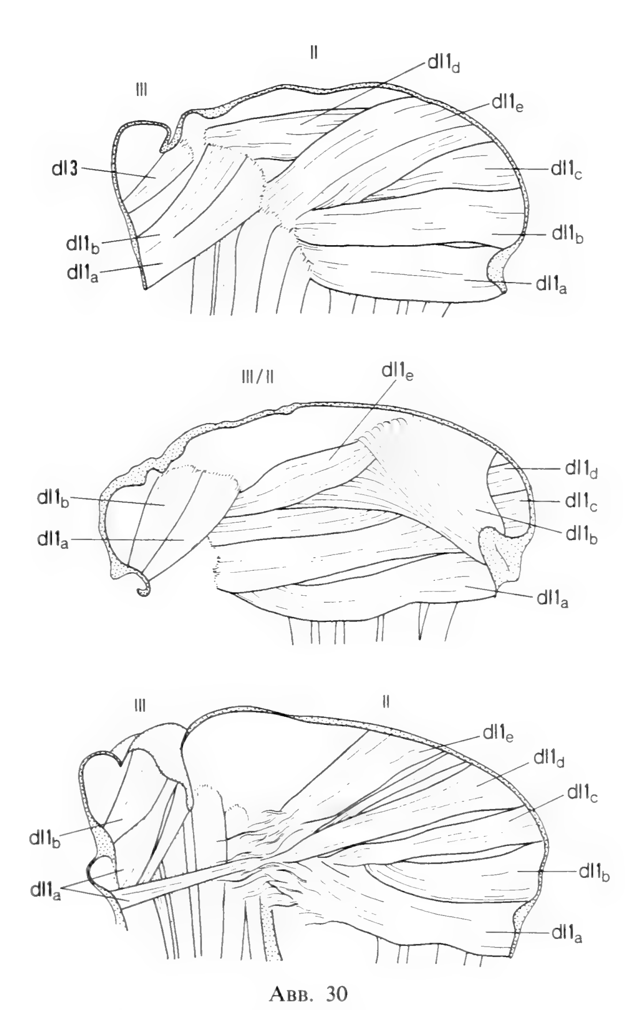


Abb. 30

Imago, Th. II/III, linke Seite: Postnotum und Phragma II sind ausgefallen; die Längsmuskeln weichen zum seitlichen Thorax ab. 7,3 ×

Abb. 31

Imago, Th. II/III, linke Seite: Postnotum und Phragma II fehlen. Fasern des zweituntersten dl_{1b}-Muskels ziehen über die dorsalen Muskeln hinweg zum lateralen bzw. dorsalen Thorax. 7,3 ×

Abb. 32

Imago, Th. II/III, linke Seite: Phragma II fehlt. Mesothorakale dl-Muskeln und ein Teil des metathorakalen dl_{1a}-Bündels sind in einem freien Chitinstück verankert. 7,3 ×
dl Dorsolongitudinalmuskulatur

lateral oder dorsal abweichen. In sieben Tieren sind es Teilmuskeln, von denen jeder auf eigenem Wege einen neuen Ansatz erreicht: In einem Tier z.B. zwängt sich eine Hälfte des mesothorakalen dl_{1b}-Muskels zwischen dem dl_{1d}- und dem dl_{1e}-Bündel hindurch, die andere Hälfte über den dl_{1e}-Muskel hinweg. Beide dl_{1b}-Teile erreichen so den Tergit (Abb. 31). Die dem dl_{1b}-Muskel normalerweise benachbarten $dl_{1a/1c}$-Bündel rücken näher zusammen und schliessen den frei gelassenen Zwischenraum.

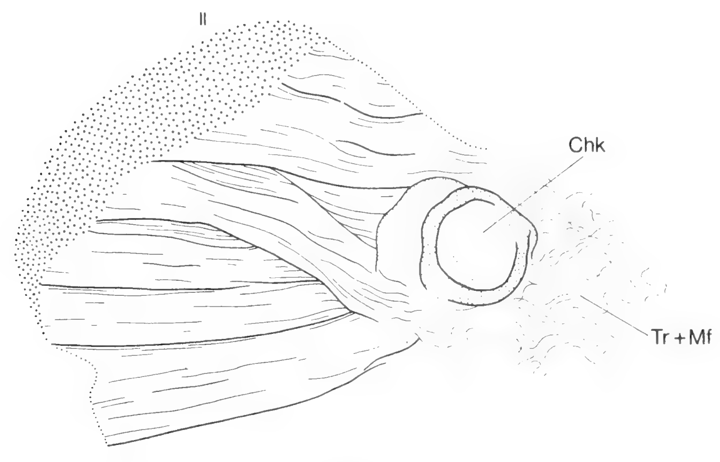


Abb. 33

Imago, herausgelöste Längsmuskeln der linken Mesothoraxhälfte, lateral: Fast die gesamte IIdl-Muskulatur ist caudal an einer freien Chitinkugel verankert. Links oben Ansatz am Tergit. Eine Anzahl Fasern endet frei zwischen zahlreichen Tracheen. 14 ×

Chk Chitinkugel
dl Dorsolongitudinalmuskulatur
Mf Muskelfasern
Tr Tracheen

In vier Fällen erreicht wenigstens teilweise einer der unteren Muskeln den dorsalen Tergit. In einem dieser Adulttiere gestaltet sich diese Verankerung nicht mehr als flächenhafter, sondern als linearer, fast in der Tergitmediane verlaufender Ansatz. Die meisten Fasern des dl_{1c}-$_{e}$-Muskels breiten sich fächerförmig median neben den dorsal liegenden $dl_{1d\text{-}e}$-Muskeln aus.

Wie in fünf Fällen beobachtet wurde, können die caudalen Faserenden der IIdl-Muskeln auch zu frei im Thorax liegenden Chitinstrukturen hinwachsen. Ihre Entfernung vom unoperierten Muskelansatz am Phragma II scheint unwichtig. Bei zwei Tieren verankern sich z.B. Teile der dl_{1a}-, dl_{1b}- und dl_{1c}-Muskeln an einer in der vorderen Thoraxhälfte liegenden, fast zu einer Scheibe abgeplatteten, hohlen Chitinkugel. In einem anderen operierten Tier halten sich sogar mit Ausnahme des dl_{1c}- und weniger Fasern des dl_{1b}-Muskels alle mesothorakalen Längsmuskeln einer Thoraxhälfte an einer fast runden Chitinkugel (Abb. 33).

Der Tatsache, dass die Längsmuskeln der Imago abnorm verkürzt sein können, steht gegenüber, dass sie sich auch über ihre Normallänge hinaus verlängern können. Diese Möglichkeit besteht — wie in fünf Tieren beobachtet werden konnte — besonders für Teile der unteren, mesothorakalen dl_{1a}- und dl_{1b}-, seltener auch für dl_{1c}-Muskeln. Ziel der Verlängerung ist in vier Fällen das Phragma III

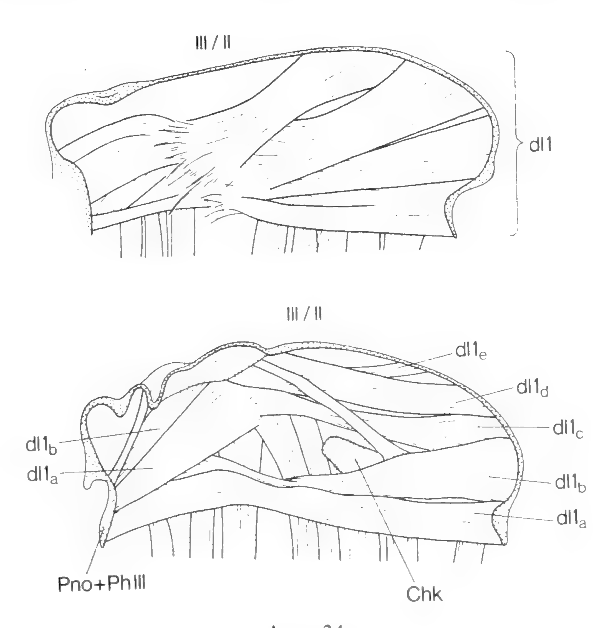


Abb. 34

Imago, Th. II/III, linke Seite: Einfacher Meso-Metathorakaltergit.
Dl-Muskeln des Th. II enden frei. Es sind nur vier Bündel zu unterscheiden. 7,3 ×

Abb. 35

Imago, Th. II/III, linke Seite: Beide untern Längsmuskelbündel des Th. II sind verlängert, ziehen durch den Th. III und sind im Phragma III verankert. 7,3 ×

Chk Chitinkugel
dl Dorsolongitudinalmuskulatur
Ph Phragma
Pno Postnotum

(Abb. 35). Somit setzen die Längsmuskeln des Meso- und des Metathorax mit ihrem caudalen Ende an ein und derselben Stelle nebeneinander an. In einem Sonderfall hat sich ein Teil des dl_{1b}-Muskels sogar bis zum vorderen, ventralen Sternumteil des ersten Abdominalsegments verlängert.

So wie mesothorakale Längsmuskeln in den Metathorax einwachsen, können sich umgekehrt metathorakale in den Mesothorax hinein verlängern. Bei sechs Tieren überschreiten die drei Muskelbündel nur die ausgefallene Segmentgrenze und setzen lateral am Mesothorakaltergit an (Abb. 35). Es konnten nur bei einem Tier Metathorakalfasern gefunden werden, die an einem freien Chitinstück

ansetzen (Abb. 32). Es ist wohl anzunehmen, dass sie sich nicht unterscheiden von Mesothoraxfasern.

Nicht immer alle Fasern eines Muskelbündels erreichen die neue Ansatzstelle. Dies gilt besonders für sich verlängernde Muskeln. Bis zu ¾ der Fasern können auf verschiedener Muskellänge abbrechen. In zwei Fällen erreichen keine mesothorakalen Längsmuskeln eine neue Verankerung (Abb. 34). Interessant ist, dass die Zonen der Abbrüche von einem Gewirr von Tracheen und feinen Membranen — vermutlich Resten des Fettkörpers — umgeben sind.

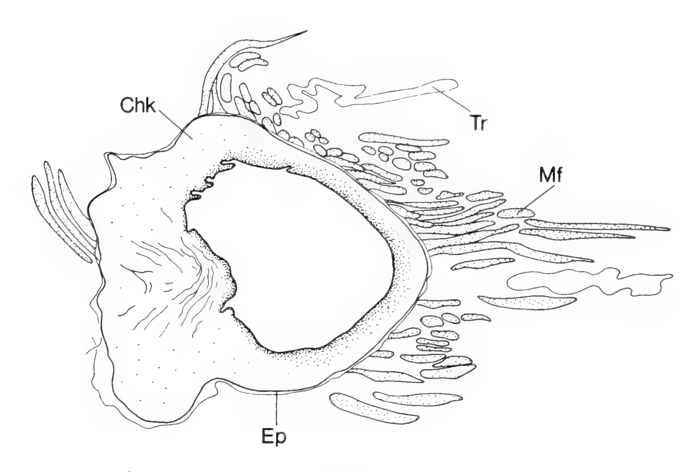


Abb. 36

Imago: Verankerung von Muskelfasern an einer freien Chitinkugel. 75 ×

Chk Chitinkugel
Ep Epidermis
Mf Muskelfasern
Tr Tracheen

Histologische Untersuchungen aller Neukontakte zwischen verkürzter oder verlängerter Muskulatur und den festen oder freien Skeletteilen zeigen eine normale Faserverankerung. Der Ansatz der Muskeln am Chitin erfolgt mittels 8—10 μ langer Tonofibrillen. Neben oder zwischen den Tonofibrillenbündeln liegen oft noch Zellkerne der Epidermiszellen (Abb. 36, 37). Die Muskeln sind bis zu den Tonofibrillen hin quergestreift.

Zählungen der Sarcomerenanzahl beim $IIdl_{1a}$-Muskel normaler und operierter Tiere ergaben folgende Resultate: Bei zwei unoperierten Tieren sind je fünf Fasern durchschnittlich 6 mm lang und besitzen 1600—1700 Sarcomeren von etwa 3,7 μ Länge. Die Sarcomerenlänge ist auf der ganzen Faser etwa dieselbe.

Für die wichtigsten Reaktionstypen operierter $IIdl_{1a}$-Muskeln wurde je ein Tier untersucht: Vier Fasern eines lateral abbiegenden Muskels gleichen dem normalen am meisten. Bei einer Faserlänge von etwa 5 mm und 1650 Sarcomeren

st die Sarcomerenlänge durchschnittlich 3 μ, also etwas kürzer als im Normalmuskel. Alle Fasern zeigen etwa in ihrer Mitte eine deutlich geringere Sarcomerenlänge, was auf eine lokale Kontraktion schliessen lässt. Im Muskel, der kürzer als normal gewachsen und an einem freien Chitinstück ansetzt, sind fünf der

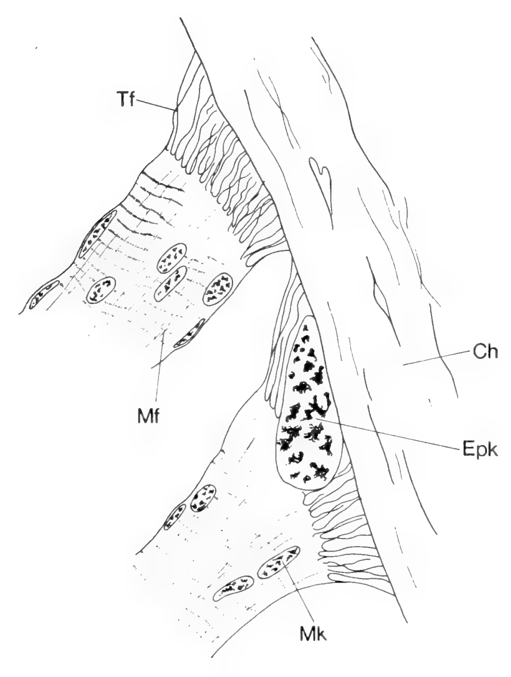


ABB. 37

Imago: In der Diapause losgelöste Muskelfasern sind durch Tonofibrillen wieder am Chitin verankert. 785 ×

Ch	Chitin	Mk	Muskelkerne
Epk	Epidermiskugel	Tf	Tonofibrillen
Mf	Muskelfasern		

Fasern rund 2,2 mm lang und besitzen nur etwa 1200 Sarcomeren. Ausserdem ist die durchschnittliche Sarcomerenlänge nur etwa 1,8 μ. Diese Länge verändert sich längs der Faser mehrmals sehr sprunghaft, im Bereich von 127 μ z.B. von 20 auf 42 Sarcomeren. Solche Sprünge finden sich im Normalmuskel nie. Die fünf gemessenen Fasern eines auf ca. 7,5 mm verlängerten, im Thorax III ansetzenden Muskels besitzen durchschnittlich 2400 Sarcomeren mit einer Länge von 3,1 μ. Die Anzahl der Sarcomeren differiert in den einzelnen Fasern um 100 — 200.

III. DISKUSSION

I

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, dass *Antheraea polyphemus* nach einer Nervendurchtrennung im Diapausestadium nicht fähig ist, den unterbrochenen Kontakt zwischen Zentrum und Peripherie wieder herzustellen. Motorische Regenerate sind zu kurz, um ihre zugeordneten Erfolgsorgane wieder zu erreichen. Sie erreichen auch die von distal einwachsenden sensiblen Nerven nicht als Leitbahnen. Die etwa am 15./16. Tag nach Entwicklungsbeginn erscheinenden, feinen Nervenregenerate ziehen in sehr verschiedenen Richtungen aus dem Ganglion. Dass sie sich gezielt einem bestimmten Organ zuwenden, wurde nicht beobachtet. Nach WEISS sollen motorische Fasern von Stellen grosser Zellproliferation angezogen werden. Die grossen Proliferationsphasen der Muskeln von *Antheraea polyphemus* und *Antheraea pernyi* finden nach EIGENMANN (1965) etwa am 5.—6. Tag nach Entwicklungsbeginn, somit vor den möglichen Nervenregenerationen statt.

Untersuchungen von BODENSTEIN (1957) haben gezeigt, dass *Periplaneta* zu umfangreichen Regenerationen fähig ist. Hier können die motorischen Regenerate innerhalb eines Blutzellagglomerates auf die sensiblen Nerven treffen, die sie als Leitbahnen benützen. Aus diesem Grunde haben die motorischen Fasern die Möglichkeit, die Muskulatur wieder zu erreichen. Diese ist nach erfolgter Nervenregeneration wieder fähig, Reize zu beantworten (ROEDER, 1950).

Die differenzierte Muskulatur scheint die Nervenregeneration stark zu beeinflussen. Wird bei *Periplaneta* ein ganzes Bein abgeschnitten, degeneriert der zugehörige Nerv und regeneriert nicht (BODENSTEIN, 1957).

Es scheint, dass der Entwicklungstypus eines Insekts eine Rolle für seine Nervenregeneration spielt: Zu jedem Zeitpunkt der Entwicklung können zwischen Peripherie und Zentrum gewisse Wechselwirkungen stattfinden. Bei Hemimetabolen, deren Nerven und Muskelsystem schon in den ersten Stadien eine sukzessive Differenzierung erfährt, dürften sich gleichzeitig auch die gegenseitigen Beeinflussungen verstärken. Die Imaginalentwicklung der Holometabolen, *Antheraea polyphemus*, setzt jedoch in der jungen Puppe ein, in der die imaginalen Organe erst als Anlagen vorhanden sind. *Antheraea polyphemus* besitzt zur Zeit des Nerveneingriffs noch keine differenzierte Muskulatur, sondern nur dünne Myoblastenstränge (EIGENMANN, 1965). Auch das Schmetterlingsskelett ist noch nicht entwickelt, sondern besteht erst in Form der Epidermis. Das subepidermale, feine, sensible Nervennetz (MÜLLER, 1955) hat noch keine Fasern zu den Thoraxganglien ausgesandt. Es können also nicht wie bei Periplaneta sogleich sensible Regenerate zum Bauchmark hinwachsen. Bei *Antheraea polyphemus* erreichen

diese Fasern die Ganglien etwa am 12. Tag nach Entwicklungsbeginn. Vielleicht ist gerade das Fehlen eines postoperativ sogleich aktiven Gegenpols für die geringe Reparation des Nervensystems verantwortlich.

Bei den Crustaceen scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei *Periplaneta*. Hoy, Bittner und Kennedy (1967) stellten bei *Procambarus clarkii* ein Zusammenwachsen proximaler und distaler Stummel des Scherennervs fest. Die Autoren geben leider kein Entwicklungsstadium an, doch darf an Hand ihrer Skizzen auf ein grösseres Tier geschlossen werden.

Wird der operative Eingriff sowohl bei *Periplaneta* (Guthrie, 1961) als auch bei *Procambarus* unmittelbar nach der Häutung vorgenommen, ist die Reparation am grössten. Es mag deshalb für Krebs und hemimetabole Insekten gelten, dass die Fähigkeit zur Wiederherstellung unterbrochener Nervenverbindungen mit der immer wiederkehrenden Organisationsbereitschaft der periodischen Wachstumsphasen erneuert wird.

Es konnte beobachtet werden, dass bei operierten Tieren am 12./13. Tag nach Entwicklungsbeginn an Stelle der regulären grossen Nervenwurzeln überhaupt keine Fasern mehr zu finden sind. Bei anderen Tieren erscheinen am 15./16. Tag an teilweise ungewöhnlichen Stellen des Ganglions motorische Regenerate. Es ist daraus zu schliessen, dass die Regeneration erst erfolgt, wenn die Degeneration beendet ist. Interessant sind die Tiere, bei denen unter dem geschlossenen Ganglienperilemm, an Stelle der normalen Nervenwurzel, ein Fasergewirr liegt. Ob es sich dabei um nicht vollständig degenerierte oder regenerierte Fasern handelt, konnte nicht nachgewiesen werden. Es ist aber immerhin denkbar, dass es regenerierenden Fasern nicht gelungen ist, das bereits geschlossene Perilemm zu durchstossen.

Wie bei *Periplaneta* (Hess, 1958; Teutsch, 1970) konnte auch bei *Antheraea polyphemus* nach Konnektivschnitten festgestellt werden, dass die Faserdegeneration nicht nur die anliegenden Ganglien betrifft. Sie war jedenfalls noch an einem weitern Ganglion messbar. Die Ganglien selbst zeigten äusserlich keine Veränderung. Es wurde jedoch nicht gemessen, ob sich jeweils die zugehörige Muskulatur reduziert hat.

Nach einer Durchtrennung der Ganglienkette ist *Periplaneta* gelähmt (Bodenstein, 1957). Die Tiere überleben zwar bis zur nächsten Häutung, können sich dann aber nicht aus der alten Hülle befreien und sterben. *Antheraea polyphemus* ist sowohl unmittelbar nach der Konnektivdurchtrennung als auch imaginal fähig das Abdomen kräftig zu bewegen. Gehirn und Suboesophagealganglion als Hemm- bzw. Erregungszentrum (Roeder, 1953) wurden nie voneinander getrennt. Der Gedanke liegt jedoch nahe, dass auch in den Abdominalganglien lokal aktive Erregungszentren liegen, die nach der Konnektivdurchtrennung nicht mehr der steuernden bzw. hemmenden Wirkung des Hirns untergeordnet sind. Ob überhaupt noch eine Beziehung zwischen den beiden

Bauchmarkstücken besteht, konnte nicht ermittelt werden. Sie wäre ja nur über das Blut möglich.

R. L. PIPA (1967) gelang es bei *Galleria mellonella*, Implantate von Thorakalganglien zur gleichen Zeit wie die Wirtsganglien zum Zusammenwachsen zu bringen. Nach Pipas Auffassung müssen die Auslöser der Konnektivverkürzung im Blut zirkulierende Stoffe sein. Da bei *Antheraea polyphemus* nach der Durchtrennung der in die Konnektive einmündenden $IIIN_c$-Nerven eine Verkürzung ausbleibt, dürften solche Auslöser eher in den Ganglien und den Konnektiven selbst lokalisiert sein. PIPA transplantierte diese ja mit. Entweder bedarf die Konnektivverkürzung bei *Antheraea polyphemus* tatsächlich noch einer mechanischen Komponente über den $IIIN_c$-Nerv, oder die Ganglien und Konnektive sind durch Stoffwechseländerungen in den degenerierenden N_c-Stummeln physiologisch gestört.

Die Volumenverluste des Neuropilems bestätigen den Ausfall grösserer Fasermassen. Ein Teil der Verluste entfällt sicher auf die Degeneration der motorischen Fasern. Die kleinen motorischen Regenerate mögen den Ausfall nur in geringem Masse wettmachen. Ihr jeweiliger Anteil am Neuropilem ist nicht messbar, da sie an verschiedenen Stellen einer Ganglienseite abzweigen können. Ein grosser Teil der imaginalen Neuropilemreduktion operierter Tiere scheint aber durch das Wegbleiben der sensiblen Fasern verursacht zu sein. Der grosse Anteil dieser Fasern zeigt sich besonders deutlich im Prothoraxganglion, dessen Neuropilemhälfte durch das Einwachsen der umgeleiteten sensiblen Fasern des IIN_1-Nervs fast um $^1/_5$ vergrössert ist.

Es sind mittlere Zellen, die den Volumenverlust eines Nervenzentrums darstellen. Volumetrische Messungen und Zellzählungen eines Nerv-IIN_2-Zentrums ergaben beide eine Abnahme von 20%. Beim Ausfall grösserer Zellen müsste der prozentuale Volumenverlust des Zentrums grösser sein als der Verlust der Zellzahl. Sowohl cytologische (WIGGLESWORTH, 1959) und histochemische Untersuchungen (COHEN/JACKLET, 1965) als auch Beobachtungen über den Verlauf der Axone (HEINERTZ, unpubl.) sprechen dafür, dass die grossen Zellen Motoneuronen sind. Diese degenerieren nach einer Nervenoperation nicht. Bei operierten *Antheraea*-Tieren wird viel eher während der Imaginalentwicklung eine kleinere Anzahl von Zellen funktions- und volumenmässig als Assoziationsneuronen differenziert. Es ist wohl möglich, dass sich Cortexzellen der Puppe nur in Anwesenheit sensibler Fasern zu Assoziationsneuronen differenzieren.

II

Operative Störungen der Epidermis haben gezeigt, dass dieses Gewebe zu Beginn der Imaginalentwicklung zu einer ausgedehnten Proliferation fähig ist. Bald nach einem Eingriff wachsen von den Schnittkanten der Epidermis her

Zellen als Wundverschluss in die Lücken hinein und bilden eine neue Epithelschicht. Diese Regenerationsepidermis kann gleichzeitig mit der normalen Epidermis Chitin absondern. Sie kann jedoch keine Leisten und Phragmata ausbilden. Der imaginale Chitinpanzer wird vollkommen unmodelliert und gleichmässig dick. Er erreicht in einer operierten Thoraxseite nicht die normale Grösse. Die Regenerationsepidermis ist also nicht differenzierungsspezifisch. Eine erneute Determination dazu ist nicht mehr möglich. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die epidermale Zellproliferation keine besonderen Differenzierungsvorgänge, sondern ganz einfach einen Wundverschluss darstellt.

Die starke Tendenz zum Zusammenwachsen von Wundrändern äussert sich auch in der Hohlkugelbildung von Epidermisfragmenten. Wie gross hier die Proliferation sein muss, hängt sicher von der Form des Epithelstücks ab.

Bei *Galleria mellonella* lösten T. S. Sahota und W. E. Beckel (1967) durch Epidermisaustausch eine Umleitung der aus Myoblastenansammlungen differenzierenden Muskelfasern aus. Noch freie Faserenden wandten sich spezifisch ihrer zugeordneten Verankerung am Thorax zu. Die Operationen an *Antheraea polyphemus* hingegen forderten eine neue Verankerung im Skelett. Die Muskeln besitzen nach Abtrennung von ihrem primären Ansatz noch die Fähigkeit sich an eine neue Lage anzupassen, auch wenn sie sich dabei wesentlich verlängern müssen.

Die Epidermis scheint eine Anziehung auf differenzierende Muskelfasern auszuüben. Durch Entfernung der Epidermis frei gewordene Muskelenden suchen erneut einen Ansatz, auch wenn sie sich dabei weit über die normale Länge strecken müssen. Stösst eine Muskelanlage aber auf ein im Thorax liegendes Epidermisstück, unterbleibt jedes weitere Längenwachstum. Interessant ist, dass die Fasern nie über die Mediane hinweg in die unoperierte Thoraxhälfte einwachsen. Es ist ungewiss, ob dabei das Herz und die es umgebenden Tracheen oder Bindegewebeteile als Barriere wirken.

Die Untersuchungen über die Querstreifung des $IIdl_{1a}$-Muskels verschiedener Tiere zeigen, dass im normalen, unoperierten Tier bei konstanter Sarcomerenlänge eine Proportionalität zwischen Faserlänge und Sarcomerenanzahl besteht. Bei operierten Muskeln gilt diese Proportionalität nur in beschränktem Masse. Verlängerte Fasern weisen eine erhöhte Sarcomerenanzahl auf. Muskeln, die kürzer als normal gewachsen sind zeigen nicht nur eine kleinere Sarcomerenanzahl sondern auch wesentlich kürzere Sarcomeren. Alle operierten Muskeln zeigen gegenüber den normalen starke Unterschiede in der Sarcomerenlänge längs einer Faser. Dies dürfte wohl auf eine sehr unregelmässige Kontraktion hinweisen.

Die Untersuchungen der unoperierten und operierten Muskeln beweisen jedoch sehr deutlich, dass die Sarcomerenanzahl der Fasern nicht schon in der Muskelanlage determiniert ist, sondern sich der Länge des differenzierenden Muskels mehr oder weniger anpasst.

Zusammenfassung

1. Bei *Antheraea polyphemus* wurde die Degeneration und Regeneration der Thoraxnerven nach Durchtrennung in der Diapausepuppe untersucht.

Verbunden mit Untersuchungen über die Epidermisregeneration konnte auch die Reaktion der Längsmuskelanlagen beobachtet werden, die aus ihrer Verankerung gelöst wurden.

2. Die Stummel der durchtrennten motorischen Nerven degenerieren. Diese Degeneration verläuft bis ins Neuropilem, wo in der Imago eine deutliche Volumenabnahme festgestellt werden kann. Der Neuropilemverlust ist für jeden in der Diapause durchtrennten Nerv relativ konstant. Die von der Operation betroffenen Motoneuronen degenerieren nicht.

3. Motorische Nervenfasern können regeneriert werde. Diese Regenerate sind weder den Nervenwurzeln des Diapausetieres noch der Imago ähnlich. Ihr Austritt aus dem Ganglion erfolgt nicht immer an der Stelle des degenerierten Normalnervs. Regenerationsnerven sind wesentlich dünner und zu kurz um die ihnen zugeordneten Erfolgsorgane wieder zu erreichen.

4. Die sensiblen Nervenfasern wachsen — vermutlich unter Benützung des distalen Nervenstummels als Leitstruktur — in grosser Anzahl zentripetal ein. Sie gelangen häufig in die Nähe der Ganglien, fusionieren aber nicht mit ihnen, sondern wachsen daran vorbei.

5. Eine Fusion motorischer Regenerate mit sensiblen Nerven tritt nicht ein. Dadurch erhalten die Regenerate auch keine Leitstruktur zur Peripherie.

6. Die im Diapausetier verletzte Epidermis bildet einen Wundverschluss. Solche Regenerationsepidermis kann zwar Chitin ausscheiden, doch fehlt ihr die Determination zur Bildung bestimmter Skelettstrukturen.

7. Muskeln, deren Anlage an einem Ende von der Epidermis gelöst wurde, differenzieren und verankern erneut in der Epidermis bzw. am Skelett.

8. Muskeln, deren epidermale Ansatzstelle entfernt wurde, differenzieren zu längeren oder kürzeren als normalen Muskeln. In jedem Falle suchen sie einen neuen Ansatz in einem andern Epidermisbereich.

Résumé

1. Chez *Antheraea polyphemus* on a étudié la dégénérescence et la régénération des nerfs thoraciques après leur section dans la chrysalide en diapause.

Parallèlement aux expériences sur la régénération de l'épiderme, on a pu observer la réaction des ligaments des muscles longs, libérés de leur fixation.

2. Les moignons des muscles moteurs sectionnés dégénèrent. Cette dégénérescence se poursuit jusque dans le neuropileum, où on remarque une nette diminution du volume chez l'imago. La perte du neuropileum est relativement constante sur chaque nerf sectionné durant la diapause. Les neurones-moteurs touchés par cette opération ne dégénèrent pas.

3. Les fibres des nerfs moteurs peuvent se régénérer. Ces régénérats ne ressemblent ni aux racines nerveuses de l'individu en diapause, ni à celles de l'imago. Leur émergence du ganglion ne se produit pas toujours sur l'emplacement du nerf normal dégénéré. Les nerfs régénérés sont considérablement plus minces et trop courts pour parvenir à rejoindre les organes qui leur sont assignés.

4. Les fibres des nerfs sensoriels croissent en grand nombre en utilisant vraisemblablement le moignon distal du nerf comme structure de base, et en direction centripète. Elles atteignent fréquemment le voisinage des ganglions, mais poursuivent leur croissance, sans fusionner avec eux.

5. Il ne se produit pas de fusion de régénérats moteurs avec des nerfs sensoriels, par conséquent, les régénérats ne bénéficient pas d'une structure directionnelle vers la périphérie.

6. Chez l'animal en diapause, l'épiderme blessé forme un tissu cicatriciel. Cet épiderme régénéré peut néanmoins produire de la chitine, il lui manque toutefois l'aptitude à constituer des structures squelettiques précises.

7. Les muscles desquels on a détaché une extrémité de l'épiderme, se différencient et s'implantent à nouveau dans l'épiderme, c'est-à-dire sur le squelette.

8. Les muscles, dont l'implantation épidermique a été enlevée, se différencient en muscles plus longs ou plus courts que les muscles normaux. Dans chaque cas, ils cherchent un nouveau point d'attache dans une autre zone de l'épiderme.

Summary

1. In *Antheraea polyphemus* the author has studied the degeneration and regeneration of the thoracic nerves, after they have been cut in the pupa. Together with investigations on epidermis regeneration, the reaction of the rudiments of longitudinal muscles severed from their epidermal attachment could be observed.

2. Stumps of sectioned motor nerves degenerate. This degeneration progresses up into the neuropil, where a significant decrease of the volume can be

established. The loss of neuropil is relatively constant in each nerve, cut during the diapause. The motor neurons affected by the operation do not degenerate.

3. Axons of motor nerves can regenerate. These regenerations do not resemble either the nerve of the pupa in diapause or those of the adult. They do not always emerge from the ganglion at the site of the degenerated normal nerve. Regenerated nerves are significantly thinner and too short to reach again the organs coordinated with them.

4. The axons of sensitive nerves grow in great numbers towards the center, presumably following the stumps. Frequently they reach the vicinity of the ganglions, but do not fuse with them, instead they grow passing them by.

5. No fusion of motor regenerations with sensitive nerves could be seen. Thus the regenerations fail to get a conducting structure towards the periphery.

6. In the diapausing pupa the wounded epidermis produces a cicatrice. This regenerated epidermis is able to excrete chitin, but lacks the determination to build up specific sceletal structures.

7. Muscle rudiments which terminal fixation has been detached from the epidermis, differentiate and attach again on the epidermis or skeleton.

8. Muscle rudiments of which the epidermal fixation has been removed, differentiate into muscles longer or shorter than normal. In each case they search after a new point of fixation on another zone of epidermis.

LITERATURVERZEICHNIS

BASLER, W. 1969. *Untersuchung der Nervenwirkung bei Antheraea pernyi Guer.* (Lep.). Rev. suisse Zool. 76: 297-362.

BIENZ, G. 1968. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskulatur von Antheraea pernyi Guer.* (Lep.). II. Teil, Acta anat. 70: 523-553.

BODENSTEIN, D. 1955. *Contributions to the problem of regeneration in insects.* J. Exp. Zool. 129: 209-224.

— 1957. *Studies on nerve regeneration in Periplaneta americana.* J. Exp. Zool. 136: 89-115.

CHIARODO, A. J. 1963. *The effects of mesothoracic leg disc extirpation on the post-embryonic development of the nerve system of Sarcophaga bullata.* J. Exp. Zool. 153: 263-277.

COHEN, M. J. and J. W. JACKLET. 1965. *Neurons of insects: RNA-changes during injury and regeneration.* Science. 148: 1237-1239.

EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskulatur von Antheraea pernyi Guer.* (Lep.). Rev. suisse Zool. 72: 789-840.

GUTHRIE, D. M. 1962. *Regenerative growth in insect axons.* J. Ins. Physiology. 8: 79-92.

HEINERTZ, R. (unpubl.) *Untersuchungen am thorakalen Nervensystem von Antheraea polyphemus.*

HESS, A. 1958. *The fine structure of the cells and fibres, neuroglia, and sheaths of the ganglion chain in the Cockroach (Periplaneta americana).* J. Biophys. Biochem. Cytol. 4: 731-740.

— 1958. *The fine structure and morphological organization of the peripheral nerve fibres and trunks in the Cockroach.* Quart. J. Micr. Sc. 99(3): 333-340.

— 1960. *The fine structure of degenerating nerve fibres, their sheaths, and their terminations in the central nerve cord of the Cockroach (Periplaneta americana).* J. Biophysic. Biochem. Cytol. 7.1: 339-344.

HINTON, H. E. 1961. *The role of epidermis in the disposition of tracheae and muscles.* Sci. Progr. (London) 49: 329-339.

MÜLLER, P. 1955. *The insecticide Dichlordiphenyltrichloraethan and its significance.* Band I. Birkhäuser, Basel.

NÜESCH, H. 1952. *Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus* (Lep.). Rev. suisse Zool. 59: 294-301.

— 1954. *Segmentierung und Muskelinnervation bei Telea polyphemus.* Rev. suisse Zool. 61: 420-428.

— 1955. *Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von Telea polyphemus.* Rev. suisse Zool. 62: 211-218.

— 1957. *Die Morphologie des Thorax von Telea polyphemus.* II. Teil. Zool. Jb. (Anat.). 75: 615-642.

— 1957. *Ueber die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe.* Verh. Naturf. Ges. Basel. 68: 194-216.

— 1965. *Die Imaginalentwicklung von Antheraea polyphemus* Cr. Zool. Jb. (Anat.). 82: 393-418.

— 1968. *The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration.* Ann. Rev. Entomology. 13: 27-44.

— und Th. TEUTSCH. 1968. *Die Entwicklung der Thoraxmuskeln von Periplaneta nach Durchtrennen einzelner Nerven.* Rev. suisse Zool. 75: 643-650.

PANOV, A. A. 1961. *Ontogenetische Entwicklung des Zentralnervensystems von Antheraea pernyi Guer.* (Lep.). Zool. Anz. 167: 241-245.

PÉREZ, D. F. 1930. *Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides Calliphora erythrocephala.* Mg. Arch. Zool. Exptl. Ge. Sér. 5E. 4: 1-226.

PIEPHO, H. 1938. *Wachstum und totale Metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte Galleria mellonella.* Biol. Zbl. 58: 481-495.

PIPA, R. L. 1963. *Studies on the hexapod nervous system. VI. Ventral nerve cord shortening ; A. Metamorphic process in Galleria mellonella.* Biol. Bull. 124: 293-302.

— 1967. III. *Nerve cord shortening in a moth Galleria mellonella, may be accomplished by humoral potentiation of neuroglia motility.* J. Exp. Zool. 164: 47-60.

— and P. S. WOOLEVER. 1964. *Insect metamorphosis I. Histological changes during ventral nerve cord shortening in Galleria mellonella.* Z. Zellforsch. 63: 405-417.

ROEDER, K. D. and E. A. WEIANT. 1950. *The electrical and mechanical events of neuromuscular transmission in the Cockroach.* J. Exp. Biol. 27: 1-13.

ROEDER, K. D. 1953. *Insect Physiology.* John Wiley & Sons, New York, Chapman & Hall, London.

Ross, L. S. and R. R. Tassell. 1931. *Tracheation of grasshopper nerve ganglia.* J. comp. Neur. 52: 347-351.

Sahota, T. S. and W. E. Beckel. 1967. *Orientation determination of developing flight muscles in Galleria mellonella.* Can. J. Zool. 45: 407-420.

— 1967. *The influence of epidermis on the developing flight muscles in Galleria mellonella.* Can. J. Zool. 45: 421-434.

Schwager, M. 1970. *Untersuchungen am Nerven-Muskelsystem der Biene.* Rev. suisse Zool. 77: 807-849.

Teutsch, Th. 1970. *Entwicklung denervierter Muskeln bei Periplaneta americana.* Rev. suisse Zool. 77: 481-523.

Tiegs, O.W. 1955. *The flight muscles of insects—their anatomy and histology; with observations on the striated muscle in general.* Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B. 238: 221-359.

Wigglesworth, V. B. 1953. *The origin of sensory neurons in an insect Rhodnius prolixus.* Quart. J. Micr. Sc. 94: 93-112.

— 1959. *The histology of the nervous system of an insect Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Quart. J. Micr. Sci. 100: 299-314.

Williams, C. M. 1946*b*. *Continuous anesthesia for insects.* Sciences. 103: 57-59.

— 1959. *The juvenile hormone. I. Endocrine activity of the Corpora allata of the adult Cecropia silkworm.* Biol. Bull. 116: 323-338.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 2, n° 13: 367-536 — Juin 1971

Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura

par

Willy MATTHEY
Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel

Avec 56 figures et 4 planches

TABLE DES MATIÈRES

[1] Travail ayant bénéficié d'un subside du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique.

INTRODUCTION

« Les quatre-vingt-dix-neuf centièmes des biologistes de terrain, nous dit Chauvin (1967), n'ont jamais fait de laboratoire à proprement parler. De plus, leur culture est essentiellement systématique; sortis de la taxonomie pure, ils se sentent perdus, d'où le réflexe bien compréhensible de se moquer de ce qu'ils ne comprennent pas. »

En dépit de ce jugement sévère, nous devons avouer que le présent travail est le fait d'un naturaliste de terrain.

Nous pensons que, pour comprendre le mécanisme d'une biocénose et le comportement des animaux dans leur milieu naturel, il est nécessaire d'observer longuement avant de passer à l'expérimentation.

Notre travail étudie la faune entomologique liée au milieu aquatique dans une tourbière. En même temps qu'une contribution à la connaissance de la faune

du Haut-Jura, il s'efforce d'apporter quelque lumière sur l'écologie des insectes aquatiques.

Notre ligne de conduite a été de perturber le moins possible le milieu que nous avions à étudier. Pour ce faire, nous avons dû apprendre à reconnaître *in sitn* plus d'une centaine d'espèces d'insectes et d'araignées. Puis, pendant plusieurs années, au prix d'une longue patience, nous les avons observés dans leur milieu. Cette méthode n'est évidemment valable que pour des biotopes de faible étendue, comme c'est le cas dans la tourbière.

Parallèlement, nous avons élevé en laboratoire certaines espèces dont la biologie était peu connue, des Hydrophilides en particulier.

Nous avons en outre recueilli de nombreuses données sur le climat de la tourbière et sur sa flore, dont nous avions abordé l'étude précédemment sous l'angle de l'écologie des sphaignes (MATTHEY, 1962).

Notre travail est une étude de synécologie essentiellement descriptive, mais aussi fonctionnelle, puisque nous avons examiné les relations des espèces entre elles, surtout dans leurs rapports proies-prédateurs.

Nous n'avons pas abordé ces problèmes sous l'angle mathématique cher à certains écologistes. L'observation de la nature nous a enseigné la méfiance envers toute codification abusive, et nous avons été renforcé dans nos idées en constatant qu'elles étaient en accord avec l'opinion du professeur BAER, notre directeur de thèse.

L'étude du parasitisme et l'étude quantitative des chaînes alimentaires ou de la productivité dépassaient le cadre de ce travail. Mais nous pensons que notre étude prépare la voie à de telles recherches dans les tourbières.

C'est pourquoi, en définitive, nous ne considérons pas les résultats de notre travail de thèse comme un aboutissement, mais plutôt comme un point de départ pour de futurs travaux.

REMERCIEMENTS

C'est grâce à la compréhension de notre maître, M. le Professeur Jean G. Baer, que nous avons pu réaliser un projet qui nous tenait particulièrement à cœur, c'est-à-dire réaliser un travail de recherche dans le cadre d'une thèse de doctorat. Le professeur Baer nous a fait bénéficier de sa vaste expérience, et il a su nous prodiguer ses encouragements et ses conseils, tout en nous laissant une grande liberté de travail. Aussi sommes-nous particulièrement heureux de pouvoir lui exprimer ici notre très profonde gratitude.

Nos remerciements vont également:

- au professeur P. Bovey, directeur de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, à Zurich, qui s'est intéressé à nos travaux. Il nous a fourni d'utiles références bibliographiques et nous a donné de judicieux conseils.



Vue aérienne de la tourbière du Cachot.

(Nous remercions le Col. Cdt de Corps Hirschy, qui nous a facilité l'acquisition de cette photo.)

— au professeur F. Bourlière, qui nous a fait le très grand honneur d'assister, en tant que membre du jury, à la soutenance de notre thèse;
— au professeur J. L. Richard, également membre du jury, et dont la présence souligne l'interdépendance de la botanique et de la zoologie dans une étude écologique;
— aux spécialistes qui ont accepté de déterminer nos récoltes ou de vérifier nos identifications: le professeur G. Benz (Aranéides); le professeur W. Sauter (Homoptères); tous deux de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, à Zurich; le docteur H. Kutter, à Männedorf (Formicides); le docteur A. M. Hutson et ses collaborateurs, du Département d'entomologie du British Museum (Tipulides, Culicides, Ephydrides);
— au docteur V. Aellen, directeur du Muséum d'histoire naturelle de Genève, qui nous a accueilli dans son Musée et a mis les collections d'Hétéroptères à notre disposition.

Notre collègue et ami, le docteur C. Vaucher, nous a apporté son aide dans l'installation des instruments météorologiques dans la tourbière; il a piégé en notre compagnie et nous a beaucoup aidé dans l'illustration photographique de notre travail. Nous avons toujours trouvé en lui un interlocuteur avisé, disposé à débattre tel ou tel point de nos recherches. Nous l'en remercions bien sincèrement

M[me] J. Billeter et M[lle] A. M. Maeder nous ont apporté une aide décisive dans la mise au point de notre manuscrit. Nous les prions de trouver ici l'expression de notre reconnaissance.

Historique des travaux concernant les tourbières neuchâteloises

Elles ont été étudiées sous l'angle botanique et palynologique par d'assez nombreux chercheurs.

F. Matthey (1970) établit un historique très complet des recherches dont elles ont fait l'objet, et nous n'y reviendrons pas. Rappelons simplement, avec F. Matthey, que c'est dans la tourbière du Cachot que Spinner (1926) a appliqué, pour la première fois en Suisse, la méthode de l'évolution paléosylvatique.

Force nous est de constater que les Invertébrés des tourbières n'ont guère inspiré les zoologistes contemporains. Ce sont des publications relativement anciennes qui traitent des Protozoaires, des Rotateurs et des Entomostracés, seuls groupes ayant fait l'objet de travaux de quelque importance.

Thiébaud et Favre (1906, 1907) ont apporté une première contribution à la faune des mares des Saignolis. Leurs travaux concernent particulièrement les trois groupes que nous venons de citer.

THIÉBAUD (1908) inclut dans son étude des Entomostracés du canton de Neuchâtel, les marais des Ponts-de-Martel et de la vallée de La Brévine.

Le même auteur (THIÉBAUD, 1911), étudiant les Rotateurs du canton de Neuchâtel, cite le bois des Lattes et les marais des Saignolis.

BOURQUIN (1918) étudie les Protozoaires de la vallée de La Chaux-de-Fonds, y compris le marais des Eplatures.

THIÉBAUD (1936) établit la liste des espèces d'Harpacticides trouvés en Suisse, et signale des captures dans les marais des Saignolis.

La faune entomologique du Haut-Jura a été peu étudiée.

Toutefois, plusieurs entomologistes ont chassé dans l'une ou l'autre des tourbières neuchâteloises. Citons de ROUGEMENT (1903), pour les Lépidoptères, de BEAUMONT (1938), pour les Odonates, MONARD (1947), pour quelques Coléoptères.

Enfin, en 1969, le professeur P. BOVEY a commencé la prospection des Scolytides dans la tourbière du Cachot.

LE MILIEU

Aperçu géographique

La vallée de La Brévine est un vaste bassin fermé de 85 km², le second par son étendue dans le Jura.

Ses flancs sont occupés par des calcaires jurassiques soumis à l'érosion karstique, tandis que le fond, formé de marnes hauteriviennes, de molasse et

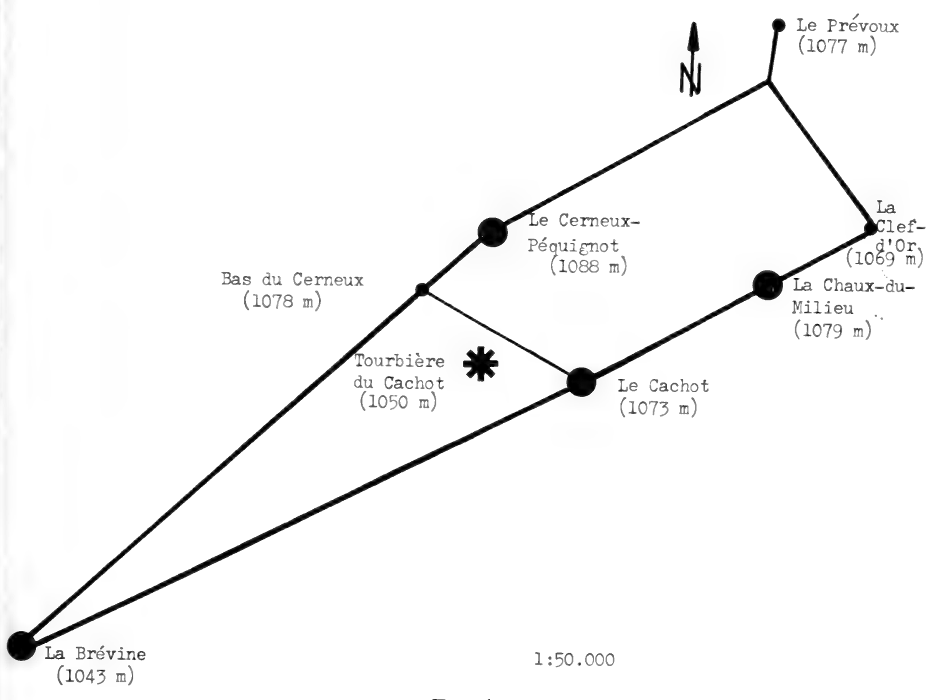


Fig. 1.
Situation de la tourbière du Cachot.

d'argiles quaternaires déposées par un glacier local à l'époque du Würm, est imperméable (Bürger, 1959).

Cette zone imperméable supporte un chapelet de tourbières d'inégale importance, qui jalonnent la vallée depuis Vers-chez-les-Combes jusqu'au Brouillet.

C'est dans la plus grande de celles-ci que nous avons effectué nos recherches (fig. 1).

Ses coordonnées sont 541 à 541,4 / 206,2 à 206,5.

Elle est située à l'ouest du village du Cachot, qui lui donne d'ailleurs son nom le plus courant, à une altitude de 1050 m. Elle représente le lambeau le plus important qui subsiste d'un vaste ensemble de près de deux kilomètres de longueur, probablement d'un seul tenant à l'origine, qui s'étendait du Marais rouge, près de Vers-chez-les-Combes, jusqu'à Le Marais, au-dessous du Maix Rochat.

Sur les flancs est et sud, elle est entourée par des prés et champs cultivés. Un pâturage assez sec, qui occupe le flanc de la vallée, la limite vers le nord.

Un massif tourbeux, irrégulièrement exploité, la prolonge en direction de l'ouest.

Du point de vue hydrologique, la tourbière appartient au bassin de l'Areuse. Ses eaux se déversent dans deux emposieux. L'un, profond de 9 m, mais partiellement comblé par des déblais, se situe à 150 m de son angle est. L'autre est situé au-dessous du Cachot de Vent, à 750 m de son angle sud. Avant que les travaux de drainage, commencés en 1962, ne soient menés à terme, ce dernier était alimenté chaque printemps par un ruisseau temporaire au débit assez important, provenant de la fonte des neiges de la tourbière. Ce cours d'eau disparaissait sous terre par une crevasse qui perce le fond de l'emposieux. C'est à cet endroit que SCHARDT a procédé à des colorations, en 1904, pour démontrer que ces eaux reparaissent à la source de l'Areuse.

HISTOIRE DE LA TOURBIÈRE [1]

F. MATTHEY (1970), par une analyse très fouillée des pollens contenus dans les couches de tourbe, a pu reconstituer l'histoire de la tourbière de façon remarquablement détaillée.

Ses recherches complètent les travaux de SPINNER (1926, 1927, 1930, 1932) et de JÉQUIER (1962), (*in* F. MATTHEY, *loc. cit.*).

F. MATTHEY a pu fixer dans le temps les quelques stades importants que nous relevons ci-dessous:

Premiers dépôts polliniques dans l'argile, 10.000 à 8.200 ans av. J.-C. (Tardiglaciaire).

Installation du bas marais, 8.200 à 6.800 ans av. J.-C. (Préboréal). Installation du haut marais, 2.500 à 800 ans av. J.-C. (Subboréal). Installation en permanence de l'homme dans la vallée, dès 1.000 ans après J.-C. à nos jours (Subatlantique récent).

Une datation au C 14 a permis de fixer, avec une précision de $\pm$ 100 ans, un âge de 4.270 ans av. J.-C. pour un prélèvement à 2,90 m de profondeur (fin de l'Atlantique ancien).

---

[1] Nous remercions le Dr F. MATTHEY de nous avoir communiqué le texte de son travail de thèse avant sa parution.

Ajoutons que, selon la chronique, les premières exploitations de la tourbe comme combustible se situent à la fin du XVIIIe siècle.

Topographie de la Tourbière

Jusqu'à la généralisation récente du chauffage au mazout, les tourbières ont constitué la principale source de combustible, avec le bois, pour les habitants de la vallée de La Brévine.

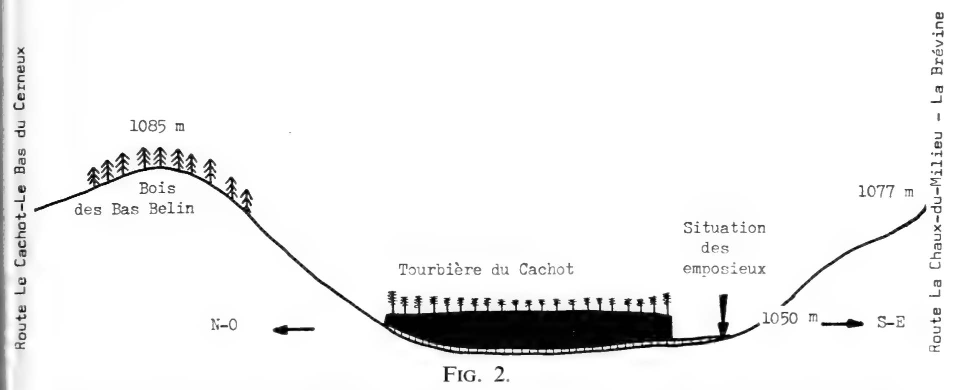


Fig. 2.

Coupe transversale de la vallée de La Brévine à la hauteur de la tourbière du Cachot. Les hauteurs sont exagérées 10 ×.

Aujourd'hui encore, quelques fermes sont chauffées au moyen de la tourbe.

Les tourbières, subdivisées en de nombreuses parcelles appartenant à des propriétaires différents, ont été grignotées et fragmentées peu à peu, sans aucun plan d'ensemble. Ce mode d'exploitation explique leur forme irrégulière.

Le vaste fossé qui borde la tourbière du Cachot vers le S.-O. est dû à l'exploitation de la tourbe malaxée par une grande entreprise industrielle au cours de la dernière guerre.

L'exploitation actuelle tend à la fabrication de la tourbe horticole au moyen de pelles mécaniques, et les tourbières diminuent plus en une année sous l'action de ces engins qu'en dix ans d'exploitation manuelle du combustible. On peut prévoir que les surfaces non protégées sont vouées à une destruction rapide.

Il est par conséquent inutile d'insister sur le fait que les limites naturelles de la tourbière primitive ne sont plus guère visibles, sauf toutefois sur la lisière N.-O., où la tourbière s'arrête au contact des calcaires fissurés de la pente voisine.

On peut également supposer que vers le S.-E., la tourbière était limitée par une ligne d'emposieux qui marque la zone de contact entre les terrains perméables des pentes et les terrains imperméables du fond de la vallée (fig. 2).

Dans sa forme actuelle, la tourbière du Cachot a une surface de près de six hectares d'un seul tenant.

Les sondages de Jéquier *(loc. cit.)* ont montré une épaisseur maximum de tourbe de 6,30 m, la plus importante mesurée dans les tourbières neuchâteloises.

En estimant l'épaisseur moyenne de la tourbe entre 4 et 5 m, on arriverait à un volume tourbeux de 250 000 à 300 000 m³.

Protection

En 1945, le Conseil d'Etat prend un arrêté concernant la mise sous réserve de la tourbière du Cachot.

En 1956, la Ligue suisse pour la protection de la nature achète une surface de 21 000 m², qui couvre à peu près le centre de la tourbière.

En 1961, on a pu craindre que cette acquisition ne soit mise en péril par la réalisation d'un vaste plan de drainage et de remaniement parcellaire.

Mais la LSPN a pu compléter ses anciennes acquisitions par d'importants achats qui ont plus que doublé la surface primitive, si bien que la réserve du Cachot forme actuellement un ensemble à peu près rectangulaire de 350 m de long sur 200 m de large environ, dont le $^1/_7$ de la superficie seulement consiste en marais exploité.

Sur la demande de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, la LSPN a fait clôturer le centre de la réserve, afin de mettre de précieux biotopes à l'abri des promeneurs et du bétail (1969).

Le but recherché est de faire de la tourbière du Cachot une réserve scientifique absolue, une sorte de laboratoire en plein air mis à la disposition des milieux scientifiques.

Définition de quelques termes (fig. 3)

La tourbière, exploitée sur trois côtés, se trouve surélevée de un à deux mètres par rapport aux prés et aux landes environnants, d'où le nom de *haut marais*, ou *haute tourbière*, qui s'applique à la partie intacte. Il désigne, dans ce travail ce qui reste du marais bombé primitif.

La partie environnante, non cultivée, constitue le *marais abaissé*, ou *marais exploité*, ou encore le *bas marais*. Nous avons désigné sous le nom de *landes* (landes nues, landes à Polytrics, landes à Ericacées) les surfaces du haut marais qui résultent de la dégradation de la forêt climacique, et les parties du marais exploité qui n'ont pas été mises en culture.

Les bords de la haute tourbière forment des parois verticales, les *murs de tourbe*, qui peuvent être plus ou moins effondrés.

C'est au pied de ces murs que sont creusés les *canaux*. Ce terme est tiré du vocabulaire local. Il désigne une fosse résultant de l'exploitation de la tourbe. En effet, les tourbiers creusent au-dessous du niveau des landes, jusqu'à l'argile, pour extraire leur meilleure tourbe, passablement minéralisée à ce niveau. Le bassin se remplit quand l'extraction est terminée (le tourbier doit sans cesse pomper l'eau pour vider le trou pendant son travail).

Quand l'exploitation de la tourbe a fortement entamé les flancs de la tourbière, il en est résulté une *encoche* plus ou moins profonde dans le haut marais (exemple: encoche Marguet).

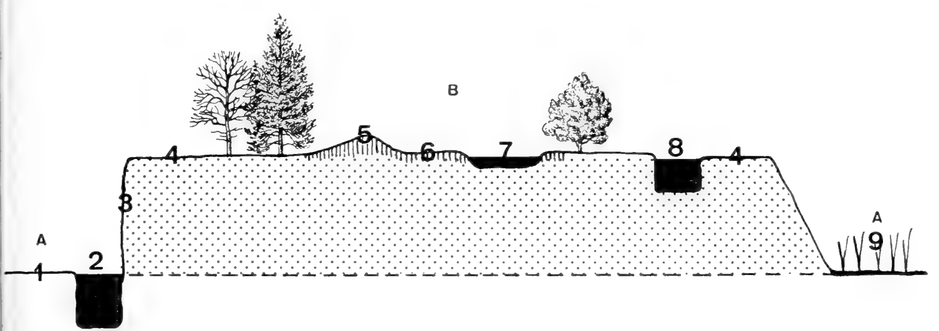


Fig. 3.

Illustration de quelques termes utilisés.
A. Marais abaissé; B. Haut marais.
1. Lande de dégradation; 2. Canal; 3. Mur de tourbe; 4. Lande de dégradation; 5. Butte; 6. Replat; 7. Gouille; 8. Mare Pochon; 9. Fossé Pochon.

Nous appelons fossé Pochon une vaste dépression de 250 m de longueur sur 20 à 30 m de largeur, due à l'exploitation de la tourbe.

La mare Pochon est en fait un canal creusé sur le haut marais. Elle résulte d'une extraction de tourbe faite au milieu d'une lande. Ce terme de mare n'a pour but que de la différencier des canaux du bas marais.

A la surface du haut marais, dans la partie humide, les sphaignes déterminent la formation de gouilles, de replats et de buttes.

Par *gouille* [1], il faut entendre une dépression naturelle, remplie d'eau la plupart du temps, de 10 à 30 cm de profondeur. Les gouilles se trouvent en particulier dans le *Sphagnetum medii*.

Le *replat* est une surface plus ou moins plane formée par les sphaignes après le comblement des gouilles et avant l'installation des pins.

---

[1] Nous employons le mot « gouille », couramment utilisé dans le Jura, à défaut d'autres termes plus précis. Nous ne sommes guère satisfait du vocable « Kolk » proposé par Spinner (1932) et utilisé également par Ischer (1935). C'est un mot allemand dont l'usage ne s'est pas répandu parmi les auteurs de langue française. D'autres auteurs utilisent les expressions vagues de « cuvettes », « dépressions inondées » ou, pire, de « collections d'eau ».

Nos « gouilles » répondent aux définitions proposées par Dussart (1966) pour les flaques d'eau et les mares. Nous pensons néanmoins qu'elles représentent un cas particulier.

La *butte* répond à la définition du dictionnaire, à ceci près qu'elle est formée essentiellement de sphaignes.

Ces trois termes correspondent respectivement aux « Kolken », « Schlenken » et « Bulten » de certains botanistes (SPINNER, 1932).

C'est la faune entomologique des canaux et des gouilles qui est étudiée dans ce travail.

Les quelques noms propres que nous avons donnés à diverses parties de la tourbière ne sont pas entérinés par les géographes. Ils ont été choisis d'après le nom des propriétaires des parcelles ainsi désignées. L'encoche Marguet, ou le fossé Pochon, sont des parcelles vendues à la Ligue suisse pour la protection de la nature par MM. Marguet et Pochon (fig. 4).

Ce mode de faire permet une plus grande précision dans la description des milieux étudiés.

GÉOGRAPHIE DE LA TOURBIÈRE (fig. 4 et 5)

On atteint la tourbière à partir de la route qui relie le village du Cachot au hameau du Bas-du-Cerneux. Un chemin vicinal permet d'accéder à l'encoche Marguet, qui contient un ensemble de canaux d'inégale importance. C. 11 est le plus grand. Nous avons désigné par C. 1 un ensemble de 4 canaux (C. 1a, C. 1c, C. 1c' et C. 1e) qui ont souvent été remaniés, réunis, fragmentés ou déplacés par l'exploitation de la tourbe au cours des dix dernières années, ce qui explique l'apparente bizarrerie de leur numérotation actuelle.

Deux autres canaux intéressants du point de vue faunistique sont également situés sur le flanc N.-E. de la tourbière (C. 2 et C. 3).

A partir de l'encoche Marguet, on parvient sur le haut marais en escaladant les murs de tourbe.

Sur la figure 4, la zone pointillée correspond à la forêt de pins de montagne *(Sphagno-Mugetum)* qu'il faut traverser pour arriver dans la zone humide (en blanc), occupée par des parterres de sphaignes *(Sphagnetum medii)*. C'est là que se trouvent les gouilles, dont la situation détaillée est indiquée sur la figure 5.

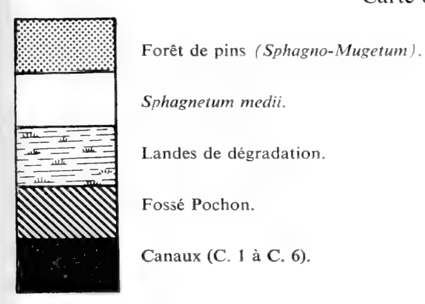
Vers l'ouest, une vaste lande (lande Pochon) sépare les milieux que nous venons de citer du fossé Pochon. Cette profonde et large tranchée est elle-même limitée, en direction du S.-O., par une petite forêt de pins de montagne sur tourbe, irrégulièrement découpée par l'exploitation.

Vers le bas du fossé Pochon, il y a une nappe d'eau assez importante (C. 6), peu accessible, à fond mouvant et entourée de tapis végétaux flottants. Ses eaux se déversent dans un collecteur de drains.

Le canal C. 5, qui entaille le bord S.-E. de la lande Pochon, reçoit les eaux excédentaires de la mare du même nom, creusée à la surface de la lande.

1:2000

Fig. 4.
Carte de la tourbière.



Climat de la vallée de La Brévine

Le climat de la tourbière du Cachot dépend du climat général de la vallée de La Brévine, aussi devons-nous présenter les caractéristiques de ce dernier.

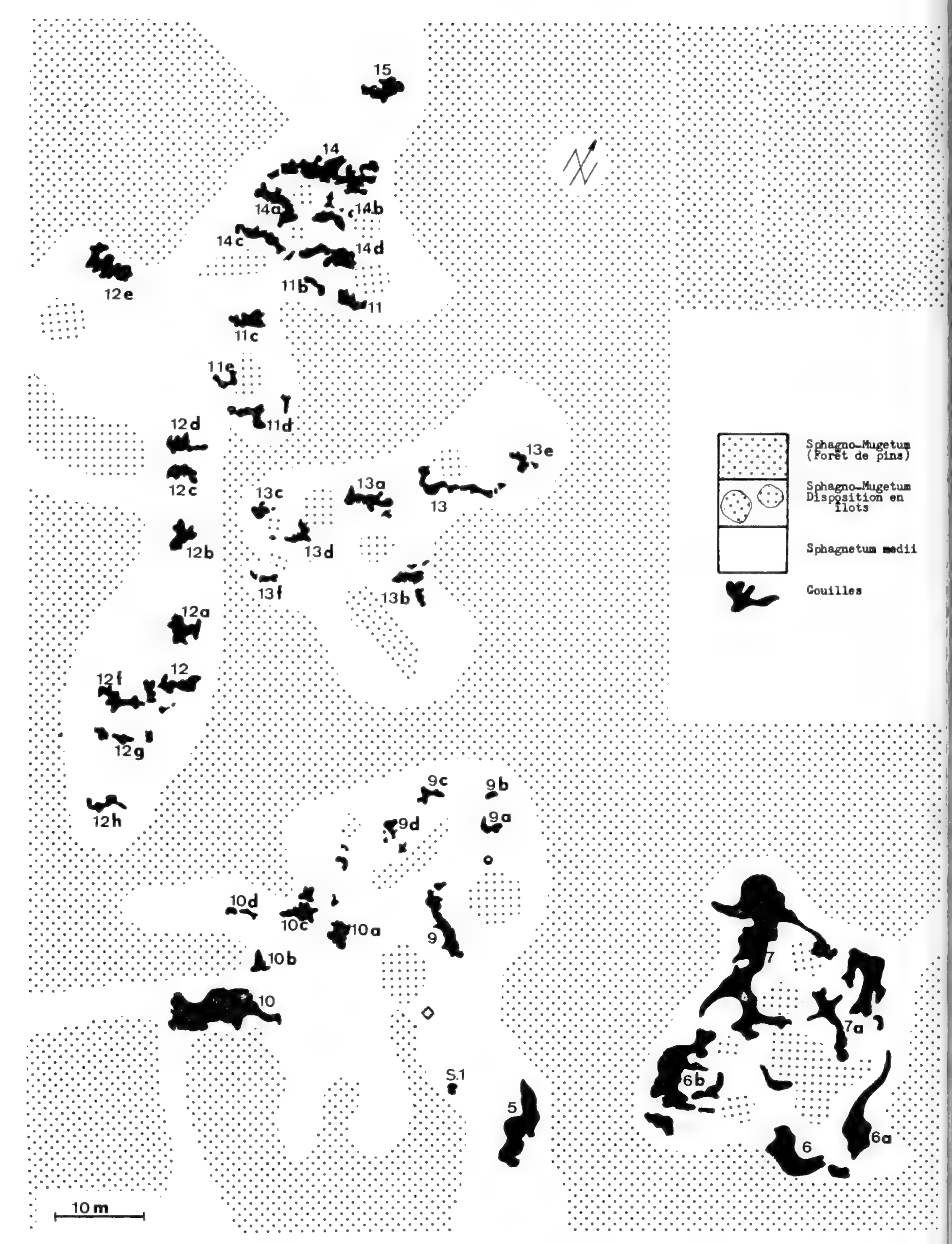


FIG. 5.

Disposition des gouilles dans le *Sphagnetum medii.*

Précipitations atmosphériques

Une station météorologique est installée depuis 1896 à La Brévine. Elle a fonctionné sans interruption jusqu'à maintenant.

D'autre part, nous avons nous-même desservi de 1960 à 1964 une station pluviométrique installée à La Chaux-du-Milieu par les Services industriels de la ville du Locle.

La comparaison des mesures de chacune de ces deux stations ne montre pas de différences importantes (6 à 8% en plus ou moins, et selon les années, par rapport aux valeurs enregistrées à La Brévine).

On peut donc admettre que la station de La Brévine fournit des données valables pour l'ensemble de la vallée, donc aussi pour la tourbière du Cachot, qui se trouve située entre La Chaux-du-Milieu et La Brévine, à la même altitude et dans la même situation que cette dernière localité.

BÜRGER (1959), citant UTTINGER, donne pour la période s'étendant de 1901 à 1953, une moyenne homogénéifiée de 1446 mm à La Brévine.

Il met en évidence une alternance de périodes sèches et humides. La station de La Brévine donne les valeurs suivantes pour les dix dernières années:

Années	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
mm d'eau	1209	1240	1249	1391	1023	1971	1738	1435	1823	1554

Ces mesures montrent clairement un déficit annuel sur la moyenne pour 1960 à 1964, tandis que les années 1965 à 1969 se rapprochent de la moyenne ou marquent un net excédent.

BÜRGER met également en évidence, pour la période s'étendant de 1902 à 1953, une prédominance de périodes sèches de courte durée et une rareté des périodes sèches de longue durée d'avril à septembre, ces dernières se situant plutôt pendant la mauvaise saison.

En 1964, année la plus sèche, la plus longue période sans précipitations pendant la belle saison, a été de onze jours (28 juin au 8 juillet), en 1969, année proche de la moyenne, elle a été également de onze jours (12 au 22 juillet), enfin, en 1968, année très pluvieuse, elle a été de neuf jours (14 au 22 avril).

Le nombre moyen des jours de précipitations supérieures ou égales à 1 mm est de 152 jours par année (période de 1960 à 1969), avec un maximum de cent quatre-vingt-dix-neuf jours en 1965, année la plus pluvieuse, et un minimum de cent dix-neuf jours en 1964, année la plus sèche.

L'examen des données météorologiques ne permet pas de déterminer des mois régulièrement pluvieux par rapport aux autres, en fait, tous peuvent présenter des maximums de précipitations sur une période assez longue.

Années	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
Mois le + pluvieux	IX	XII	III	VIII	III	XII	XII	XI	I	VI
mm d'eau	178	247	239	271	129	314	283	187	355	193

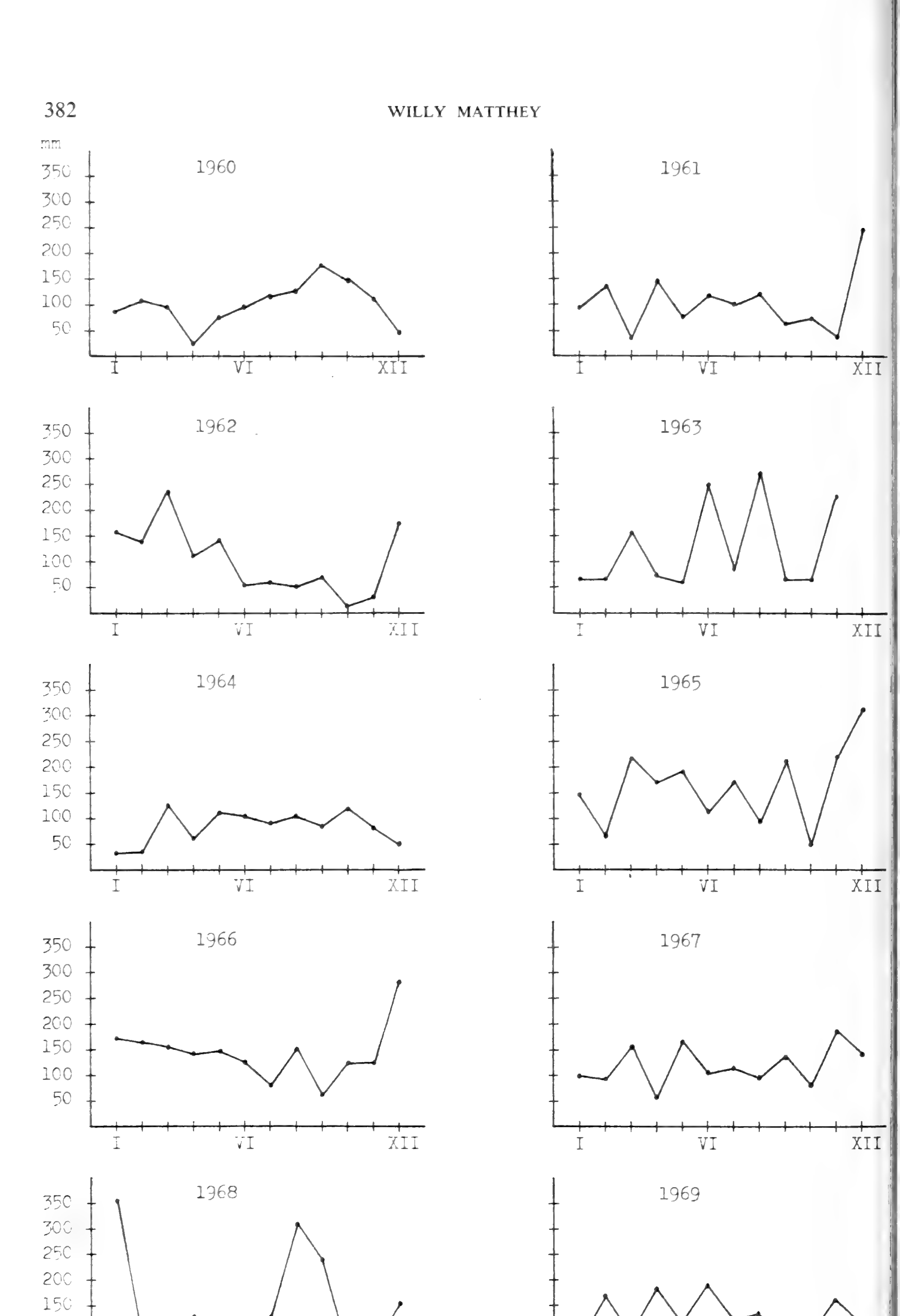


FIG. 6.
Hauteur des précipitations mensuelles à La Brévine (1960-1969).

On retrouve néanmoins plus souvent les mois de novembre et décembre à cause des abondantes pluies automnales qui précèdent la neige (fig. 6).

Au cours des cinquante-deux dernières années d'observation (BÜRGER, *loc. cit.*), la moyenne des maximums journaliers a atteint 51 mm (maximum 87, minimum 30 mm). Les plus fortes chutes journalières s'observent surtout en août, à cause des orages, et en novembre, où elles précèdent les premières chutes de neige.

Le nombre moyen de jours de chute de neige est de 68, soit 42% des précipitations. Il peut neiger de novembre à début mai, mais, en 1969, il a encore neigé le 5 juin. L'épaisseur de la couche de neige varie considérablement d'un endroit à l'autre, et son poids spécifique étant le plus souvent compris entre 0,2 et 0,4, il est difficile d'établir une moyenne de l'eau fournie au sol par la fonte de la neige, d'autant plus qu'une partie disparaît par sublimation.

Brouillards

Les brouillards nocturnes sont fréquents à la fin de l'été, en automne et en hiver. Ils remplissent le fond de la vallée au cours de la soirée pour se dissiper

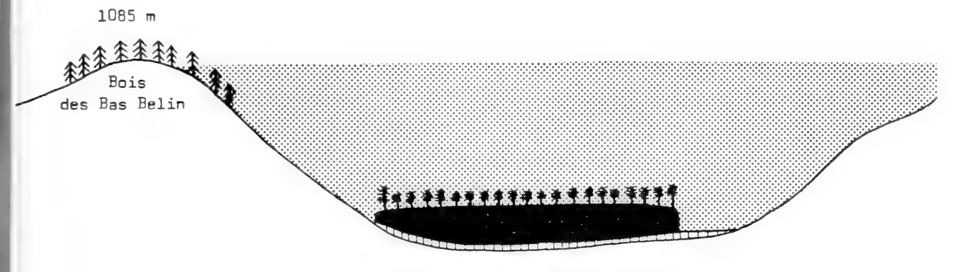


FIG. 7.
Position de la nappe de brouillard.
Les hauteurs sont exagérées 10 ×.

dans la matinée, sous l'influence du soleil. Leur limite supérieure atteint la cote 1080 à 1100 m (fig. 7). Un fort brouillard peut déposer jusqu'à 0,3 mm d'eau en une nuit.

Températures

La région de La Brévine est largement connue comme étant « La Sibérie de la Suisse ». On y enregistre en effet des températures extrêmement basses à plusieurs reprises au cours de l'hiver. Les minimums sont atteints à la fin des nuits calmes et claires, conditions favorables à un fort refroidissement dans les couches inférieures de l'atmosphère.

Les moyennes mensuelles absorbent ces valeurs extrêmes, et surtout ne traduisent pas la grande variabilité du climat thermique, relevée déjà par SPINNER (1926).

On peut noter des écarts journaliers de plus de 20 degrés en été, et de 30, voire 40 degrés en hiver.

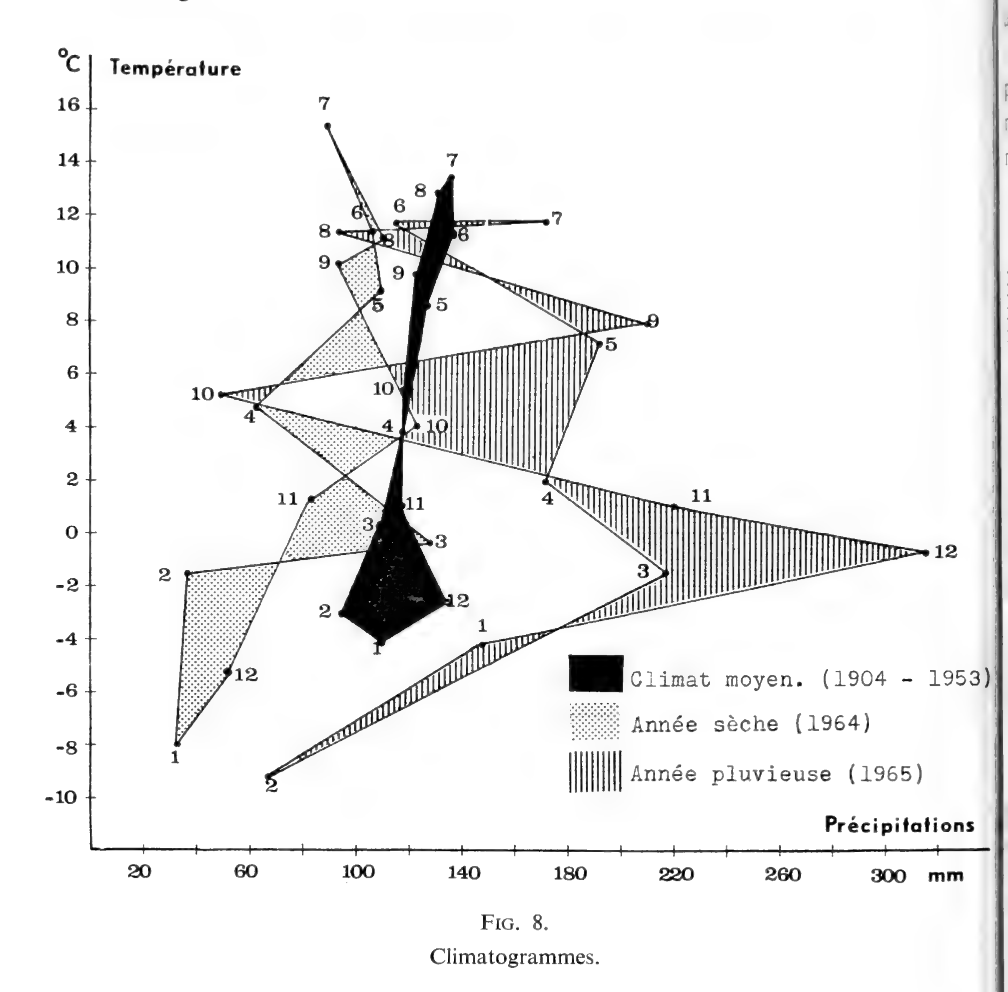


FIG. 8.
Climatogrammes.

Au cours de l'hiver, il y a généralement des périodes de « radoux », pendant lesquelles un réchauffement très marqué entraîne dégel et pluie. Il est rare toutefois que l'épaisse couche de neige disparaisse entièrement.

Ce fut pratiquement le cas en janvier 1955. Le résultat de ce réchauffement fut une spectaculaire inondation. Le fond de la vallée de La Brévine était occupé par une série de lacs.

Dans la région du Cachot, la cote des eaux atteignait 1055 m, alors que le bas marais et les prés environnants sont à une altitude de 1050 m. Les pins émergeaient d'un lac de 3,4 km de long, atteignant 13 m de profondeur à l'endroit du plus profond emposieux.

Ces derniers, au plus fort de l'inondation, non seulement ne suffisaient pas à évacuer l'eau, mais encore étaient devenus des résurgences temporaires.

Dans le tableau ci-dessous, nous donnons les moyennes mensuelles des températures enregistrées par la station météorologique de La Brévine, d'abord les moyennes calculées sur soixante-trois ans (1904 à 1966), puis, séparément, les moyennes des années 1967, 1968 et 1969.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Moy. annuelles
1904-66	—4,1	—3,1	+0,1	+3,7	+8,3	+11,5	+13,3	+12,6	+9,7	+5,4	+0,8	— 2,6	+4,7
1967	—5,8	—1,0	+1,3	+2,4	+7,2	+ 9,6	+14,8	+11,8	+9,0	+7,3	+1,2	— 8,2	+4,1
1968	—7,1	—1,6	—1,7	+4,0	+7,0	+10,6	+13,0	+11,4	+8,6	+7,6	0,0	— 3,4	+4,0
1969	—4,5	—6,5	—0,8	+3,0	+8,4	+ 9,7	+14,0	+11,8	+9,9	+4,1	+0,4	—10,9	+3,2

Afin de caractériser graphiquement le climat régional, nous avons construit un climatogramme sur les données moyennes de température et d'humidité pour soixante-six ans (1904-1969), période que nous considérons comme suffisamment longue pour donner des moyennes valables. Nous les comparons avec les valeurs correspondantes pour 1964, année la plus sèche de la dernière décennie, et pour 1965, année la plus humide.

Ces trois figures, tout en conservant une certaine ressemblance, mettent en évidence les écarts considérables constatés entre 1964 et 1965 (fig. 8).

Par contre, les climatogrammes basés sur les données de l'année la plus froide (1962, moyenne annuelle +2,7) et de l'année la plus chaude (1961, moyenne annuelle +4,8) ne montrent pas de différences significatives.

Vents

Les vents principaux sont canalisés par la vallée soit dans le sens S.-O.-N.-E. (vent), soit dans le sens N.-E.-S.-O. (bise). Le vent marque une prédominance plus ou moins nette selon les années.

	1967	1968	1969	
Bise	21,5%	23,4%	36,5%	de la totalité des vents mesurés
Vent	54,2%	52 %	42,8%	à La Brévine.

Ces vents sont rarement violents. Le maximum que nous ayons enregistré au moyen d'un anémomètre à main est un vent du S.-O. de 35 km/h, donc de force 5 dans l'échelle de Beaufort, avec des pointes, dans les bourrasques, à 72 km/h.

Il faut souligner ici l'influence asséchante de la bise.

Climat de la tourbière du Cachot

Si nous considérons le climat de La Brévine comme un climat régional (macroclimat), celui de la tourbière devra être défini comme un climat local (mésoclimat) (Dajoz, 1970). Le microclimat correspond au climat des stations (gouilles et canaux).

Il est évident que le climat local relève du climat régional, mais il faut déterminer à quel point il en diffère.

A cet effet, nous avons installé dans la tourbière quelques instruments météorologiques.

Un pluviomètre, modèle français, a été installé sur un replat bien dégagé, mais protégé sur son pourtour par des pins de 4 à 5 m de haut, qui atténuent considérablement la poussée du vent et son action sur les gouttes de pluie. Le bord du pluviomètre est à 1 m du sol.

En mai 1969, une cabane météorologique a été installée près de la station 9. Sa disposition et sa conception correspondent aux exigences des météorologistes. Son plancher est à 1 m au-dessus du sol.

Un thermo-hygro-barographe y est logé. Son emploi est toutefois limité à la saison de beau temps (mai à octobre), les grands froids bloquant l'appareil.

La cabane météorologique contient également un atmomètre de Piche, qui devient également inutilisable dès octobre, car l'eau y gèle, la glace perfore le buvard et l'appareil se vide quand l'air se réchauffe.

Enfin, 9 thermomètres à maximums et minimums ont été disposés sur la tourbière afin de nous renseigner sur les variations de températures dans les différents milieux (gouilles, replats, strate à Vacciniées), à des hauteurs différentes (au niveau du sol, à 30, 60, 90 et 200 cm), ainsi que dans le sol et dans le fond des gouilles.

Précipitations

Nous avons comparé les relevés des pluviomètres de La Brévine et du Cachot pour la période de mai à octobre 1969.

	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Totaux
La Brévine	119,7 mm	193,3 mm	124 mm	135,6 mm	89,7 mm	9,0 mm	670,3 mm
Le Cachot	132,4	205,1	173,7	132,1	115,5	10,5	769,1

Ces chiffres montrent que les précipitations sont un peu plus abondantes dans la moitié N.-E. de la vallée pendant la période considérée.

Les orages en sont la cause, car ils sont plus ou moins localisés, et ne fournissent pas la même quantité d'eau à l'ensemble de la vallée. Ainsi, l'orage du 16 juillet 1969 a produit 28,5 mm d'eau à La Brévine, tandis qu'il n'a pas plu

au Cachot. Par contre, il est tombé 2,5 mm d'eau à La Brévine lors de l'orage du 26 au 27 juillet 1969, et 11,1 mm au Cachot.

Lorsque le mauvais temps est généralisé, il tombe sensiblement la même quantité d'eau à La Brévine et au Cachot.

L'examen des données pluviométriques pour la Chaux-du-Milieu (de 1960 à 1964), pour la Tourbière du Cachot (1969) et pour La Brévine (1960 à 1969) montre que le régime pluviométrique est le même sur l'ensemble de la vallée, avec un excédent d'environ 10 cm d'eau sur la partie N.-E., excédent qui disparaîtrait probablement sur une longue période d'observation.

Couverture neigeuse de la tourbière

La neige est répartie régulièrement, pendant le gros de l'hiver, sur l'ensemble du haut marais. Son épaisseur va de 0,60 à 1,5 m selon les années. Dès les mois

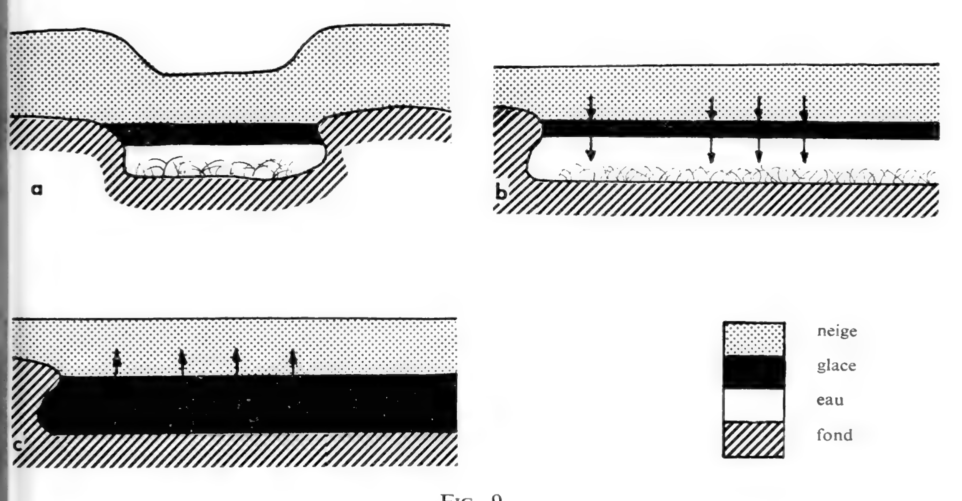


FIG. 9.

a) Emplacement d'une gouille marqué à la surface de la neige par une dépression; *b)* et *c)* Formation de la glace dans les gouilles.

de mars ou avril, quand la fonte commence, elle diminue très irrégulièrement. La neige fond beaucoup plus rapidement autour des îlots de pins et, en avril ou en mai, si le sol est découvert autour des gros troncs, on peut encore mesurer jusqu'à 1 m de neige sur les replats.

Au cours de l'hiver, les gouilles de grandes dimensions et les canaux s'impriment dans la couche de neige, par des dépressions qui en épousent approximativement la forme (fig. 9*a*).

Ce phénomène s'explique de la façon suivante: il est de règle qu'avant les premières chutes de neige, une couche de glace de 1 à 2 cm d'épaisseur recouvre les gouilles et les canaux.

La couche de neige en contact avec la glace fonctionne un peu comme un névé qui alimente la langue d'un glacier. La glace gagne peu à peu vers le fond, jusqu'à ce qu'elle remplisse la gouille. Lorsque le fond est atteint, la masse de glace augmente vers le haut (fig. 9*b*). Il faut noter que, sous la neige, la température avoisine 0° C. Par ce fait, la neige se transforme peu à peu en glace, qui

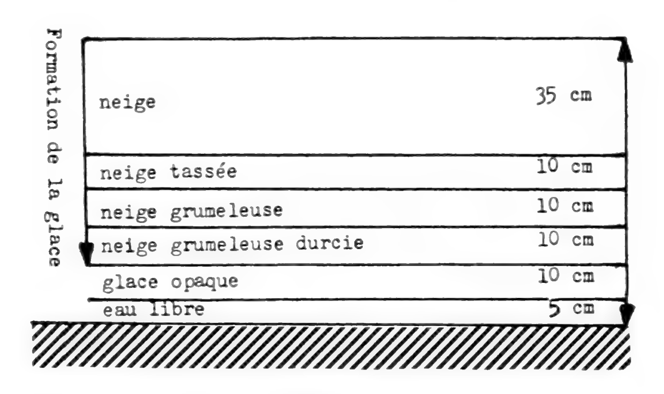


FIG. 10.
Stratification de la neige au-dessus de la glace. (d'après THIEBAUD, 1970).

l'absorbe en quelque sorte, et sa surface se creuse tant que d'importantes précipitations ne viennent pas en égaliser la surface. S'il ne neige pas, la surface de la glace apparaît au fond de la dépression.

THIÉBAUD (1970) a déterminé un changement dans la structure de la neige, de la surface vers le fond (fig. 10). La neige, stratifiée, devient granuleuse à mesure qu'on se rapproche de la glace, ce qui renforce la comparaison avec un névé. Le même auteur a noté la formation de poches d'eau temporaires dans la couche de glace, mais sans y trouver trace de vie.

La haute tourbière est enneigée plus longtemps que les pentes exposées au sud et que les prés environnants.

La neige disparaît en dernier lieu dans le *Sphagno-Mugetum*, à peu près en même temps que dans les forêts qui couvrent les pentes nord de la vallée de La Brévine.

La quantité d'eau de fonte fournie à la tourbière est difficile à estimer, mais elle est chaque année suffisante pour saturer le volume tourbeux et remplir les gouilles au maximum. C'est la quantité d'eau de ruissellement évacuée par la tourbière qui varie.

Un fort enneigement est favorable du point de vue faunistique:

a) parce que la fonte des neiges sature la tourbière et remplit les gouilles et les canaux;
b) parce que la neige protège la tranche superficielle du sol contre les températures trop basses.

Humidité relative

Les enregistrements de température et d'humidité présentent des courbes étonnamment semblables au printemps, en été et en automne, tant pendant les périodes de beau temps que par mauvais temps (fig. 11).

Par beau temps, ils montrent que le degré hygrométrique s'élève rapidement dans la soirée, tôt après le coucher du soleil, pour atteindre sa valeur maximum (entre 90 et 100%) entre 0 et 6 heures au printemps et en été, et entre 22 et 9 heures en automne.

Le degré hygrométrique diminue aussi très rapidement après le lever du soleil.

La valeur élevée de l'humidité relative pendant la nuit s'explique par la présence de brouillards nocturnes.

Les enregistrements de périodes de beau temps (fig. 11, colonne de gauche) font apparaître une remarquable symétrie dans le tracé des lignes du thermographe et de l'hygromètre enregistreur. Elles sont caractérisées par l'amplitude, la rapidité et la régularité de leurs variations.

Pendant la journée, l'air est remarquablement sec sur la tourbière. Le 23 mai 1969, on pouvait mesurer un degré hygrométrique de 25% par une température de 22° C. Huit heures après, il atteignait 100% par 0° C.

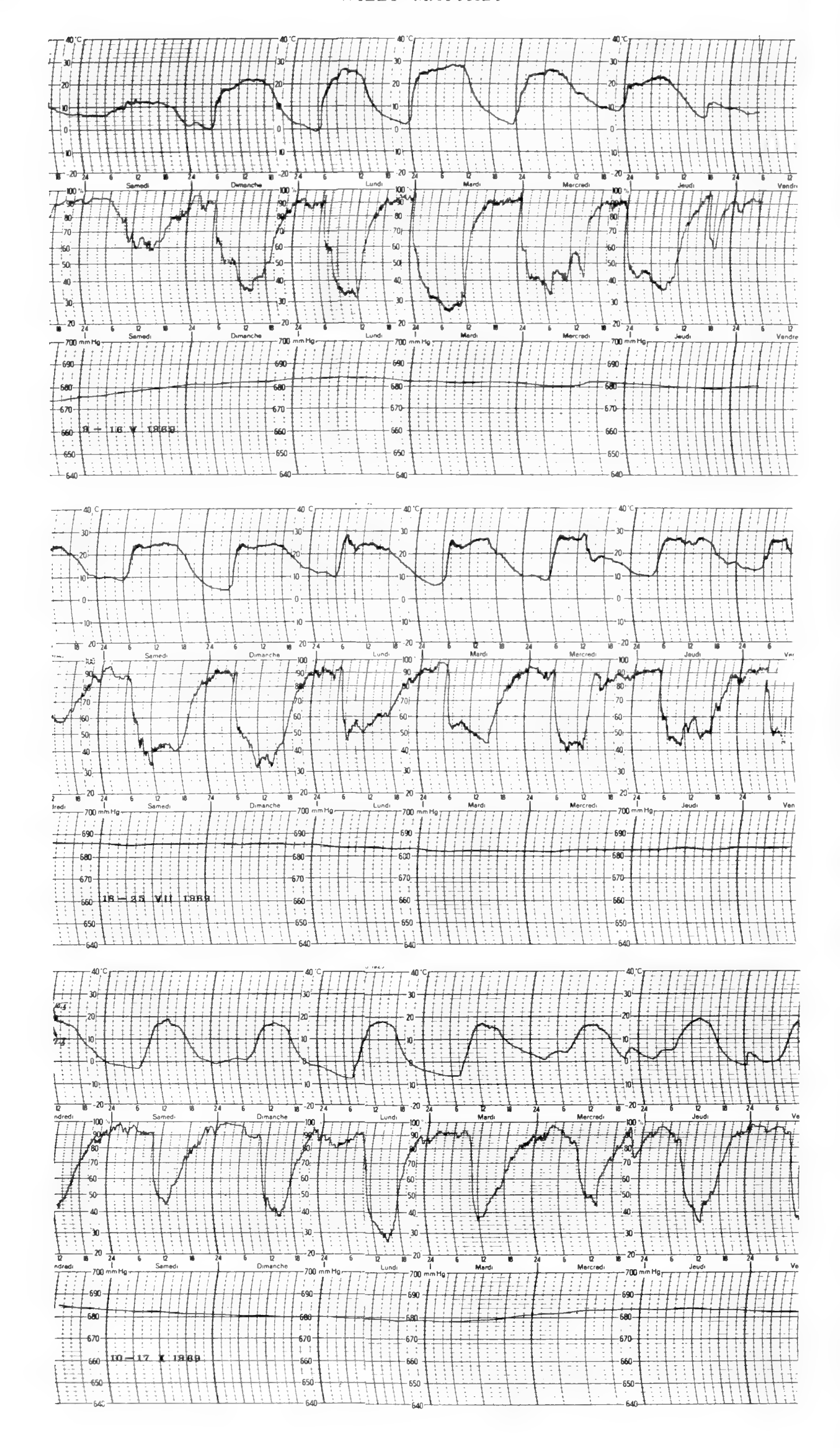
Le 19 octobre 1969, on notait 24% d'humidité à 15 h (minimum annuel) par une température de 21° C, alors qu'à 24 h, on pouvait relever 96% par une température de —2° C.

Par mauvais temps, les enregistrements deviennent très uniformes, et les lignes des températures et des humidités relatives tendent à devenir parallèles (fig. 11, colonne de droite).

Il était intéressant de mesurer les variations de l'humidité relative, non seulement dans le temps, mais aussi dans l'espace.

En plus de l'hygromètre enregistreur, nous avons disposé dans la tourbière trois hygromètres:

1. Un hygromètre à cheveu suspendu à 2 m au-dessus du sol.
2. Un hygromètre à cheveu posé à la surface du sol, sur le tapis de sphaignes.
3. Un psychromètre à bulbes sec et humide, suspendu à 30 cm au-dessus de la Station 5.



40 °C
100 %
700 mm Hg
Samedi
Dimanche
Lundi
Mardi
Mercredi
Jeudi
Vendredi
9 – 16 V 1969
18 – 25 VII 1969
10 – 17 X 1969

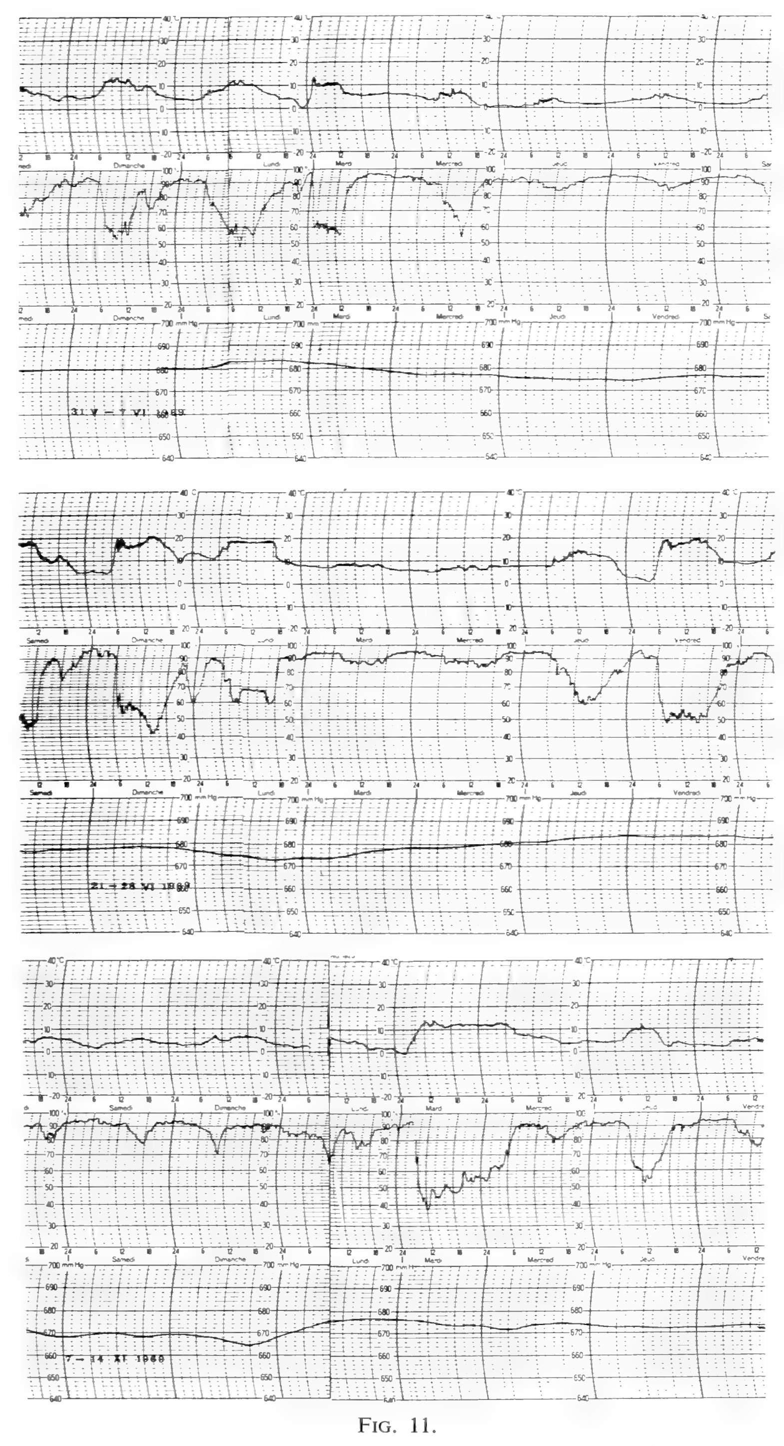


FIG. 11.

Enregistrements de la température (ligne supérieure), de l'humidité (ligne intermédiaire) et de la pression barométrique (ligne inférieure) dans la tourbière du Cachot. Colonne de gauche: périodes de beau temps. Colonne de droite: périodes de mauvais temps.

Les graphiques de la figure 12 présentent les valeurs mesurées au moyen de ces trois instruments. Nous y avons ajouté, pour permettre la comparaison, le degré hygromètrique enregistré dans la cabane météorologique.

Chacun des six graphiques correspond à un jour de beau temps pour les mois de mai à octobre.

On peut remarquer:

a) qu'à partir de juillet, le sol du *Sphagnetum medii* est pratiquement saturé;
b) que l'air, à 2 m au-dessus du sol, est généralement plus sec qu'au voisinage du sol. En outre, à ce niveau, l'influence asséchante du vent se fait sentir rapidement;
c) que, sur la Station 5, une augmentation de la couverture nuageuse se traduit par une augmentation sensible de degré hygrométrique;
d) que l'influence asséchante du vent ou de la bise est fortement atténuée au voisinage du sol.

En résumé, l'humidité relative de l'air, au-dessus d'un mètre à partir du sol, varie, en premier lieu, avec l'importance du vent ou de la bise (cette dernière étant nettement plus asséchante que le vent du S.-O.).

Dans la strate inférieure, jusqu'à un mètre au-dessus du sol, elle dépend d'abord de l'intensité solaire.

Quant au sol lui-même, pendant les périodes humides, il reste pratiquement saturé. Les variations interviennent quand le tapis de *Sphagnum* se dessèche.

Les vents

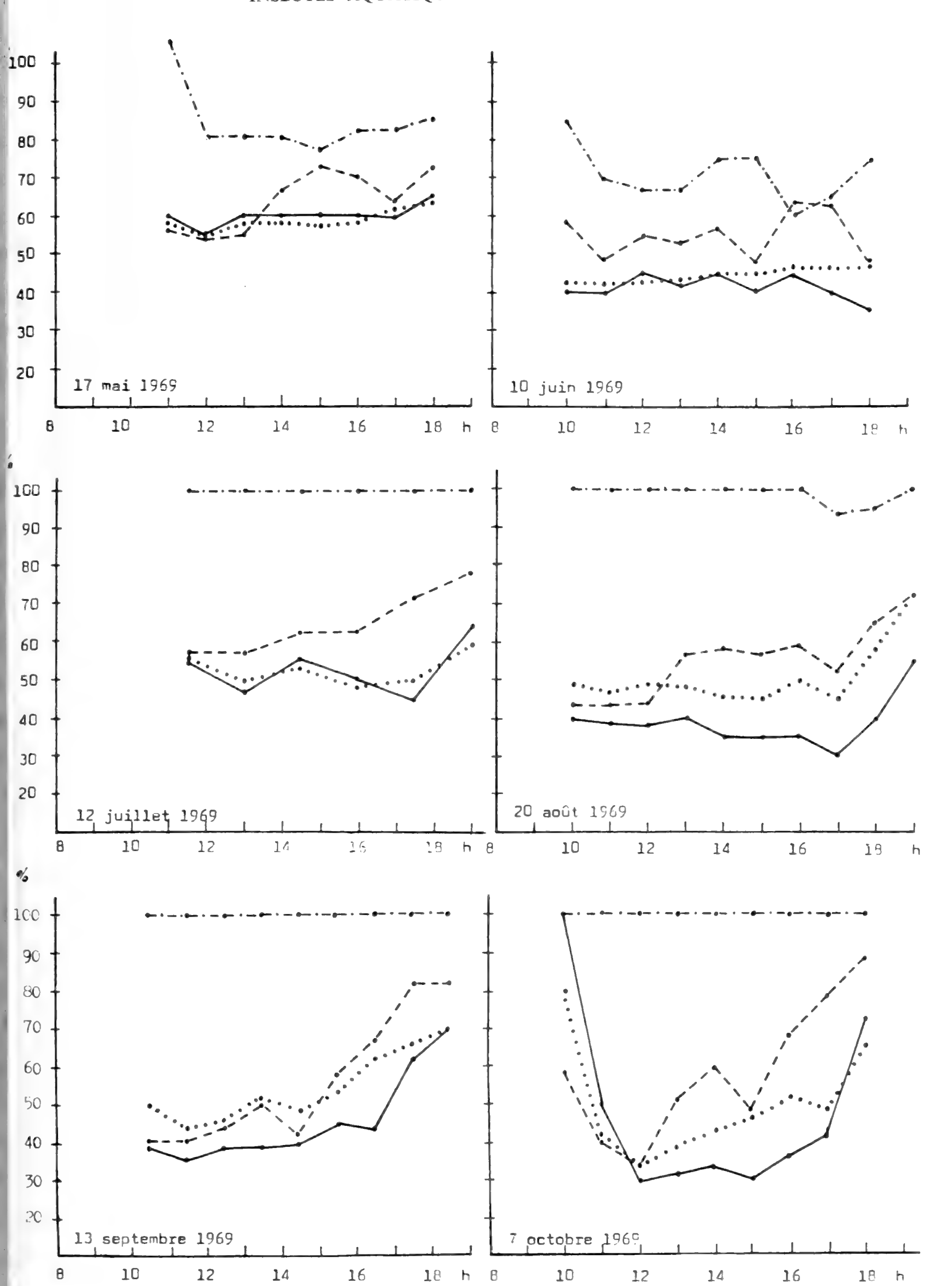
Les mesures que nous avons effectuées au moyen d'un anémomètre à main modèle Richard permettent deux constatations ayant une importance écologique:

Fig. 12.

Variations du degré hygrométrique dans la tourbière du Cachot.

—.—.— Degré hygrométrique au niveau du sol.
— — — Degré hygrométrique à 30 cm au-dessus de la Station 5.
——— Degré hygrométrique à 2 m au-dessus du sol.
.... Degré hygrométrique dans la cabane météorologique.

17 mai 1969: faibles pluies dans la soirée du 16 au 17 mai; passages nuageux; vent d'ouest faible à modéré. 10 juin 1969: ciel dégagé jusqu'à 13 h., puis nuageux; vent d'ouest faible. 12 juillet 1969: nuit sans brouillard; nuageux avec éclaircies; vent d'ouest modéré. 20 août 1969: nuit claire, sans brouillard, rosée abondante; passages nuageux; ciel couvert dès 17 h.; vent d'ouest modéré dès 14 h., fort dès 16 h. 13 septembre 1969: nuit claire, sans brouillard, rosée abondante; ciel devenant très nuageux dés 16 h.; vent d'ouest faible. 7 octobre 1969: brouillard nocturne se dissipant dès 9 h.; gelée blanche; journée ensoleillée; vent d'ouest modéré; le soleil se couche à 17 h. 30.


%
100
90
80
70
60
50
40
30
20
8
10
12
14
16
18
h
17 mai 1969
10 juin 1969
12 juillet 1969
20 août 1969
13 septembre 1969
7 octobre 1969

a) dans le *Sphagnetum medii*, la vitesse du vent est plus faible que sur les landes environnantes. La ceinture de *Sphagno-Mugetum* exerce une action protectrice très nette;

b) la vitesse du vent diminue fortement à mesure qu'on se rapproche du sol.

Le tableau suivant, établi d'après des mesures effectuées le 5 juillet 1969, illustre clairement ces deux constatations. Les vitesses sont exprimées en mètres par seconde.

Dans le fond de la vallée, hors de la tourbière et dans un endroit très dégagé, nous avons enregistré ce jour-là des pointes de 20 m/s.

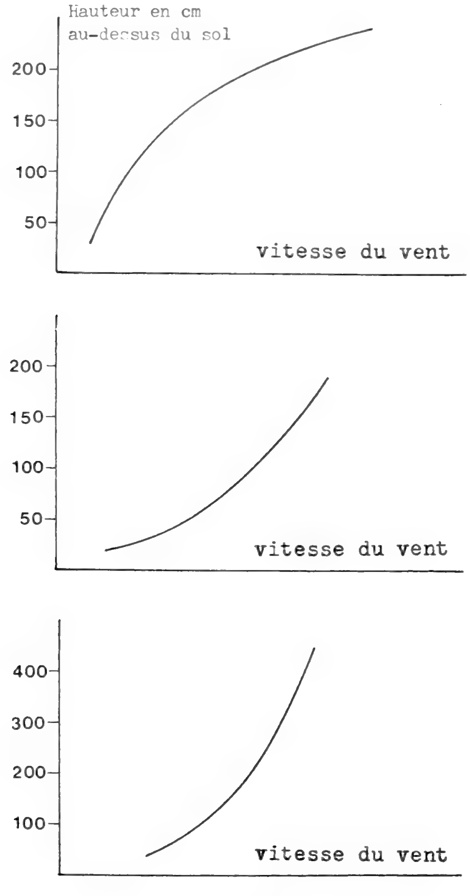


FIG. 13.

Courbes théoriques montrant le freinage du vent au voisinage du sol. *En haut :* dans le *Sphagnetum medii*; *Au milieu :* sur la lande Pochon; *En bas :* au voisinage des sols couverts d'une végétation herbacée. (D'après LEMÉE, 1967).

Hauteur de l'anémomètre	2 m	1 m	0,50 m	Sol
1. *Zone découverte au fond de la vallée*	10	6	3,70	2,60
2. *Lande Pochon*	4	1,30	1	0,50
3. *Lande Simon-Vermot abritée par la tourbière*	3,60	2,30	1,60	0,70 (végétation courte)
4. *Près de la Station 14*	1,50	0,80	0,65	0,15
5. *Près de la Station 5*	1,40	1	0,65	0,25
6. *Sphagno-Mugetum Sud*	0,40	0,40	0,10	non mesurable

Il faut remarquer, outre que le vent souffle par rafales et non régulièrement, qu'il devient très tourbillonnant dans les strates herbacée et arbustive, ainsi que dans la forêt de pins. Dans cette dernière, les vitesses s'égalisent au-dessus d'un mètre.

Des mesures nombreuses nous ont permis d'établir les courbes idéales exprimant la perte de vitesse du vent dans un endroit abrité *(Sphagnetum medii)* et dans un endroit découvert (fig. 13).

Températures

Nous considérons ici cet important facteur écologique simplement comme un des éléments qui permettent de caractériser le climat de la tourbière.

La courbe du thermographe accuse, en période de beau temps, des variations amples et rapides après le lever et le coucher du soleil (fig. 11).

Nous avons déjà souligné sa symétrie avec la courbe de l'hygromètre enregistreur.

Il était important de vérifier si la température dans les différents milieux de la tourbière présente les mêmes variations au même moment. Nous avons mesuré l'amplitude journalière des températures au moyen de thermomètres à maximums et minimums, dans les milieux suivants:

1. Sur une butte dégagée du *Sphagnetum medii*, à la limite du *Sphagno-Mugetum.*
2. Sur un replat bien dégagé du *Sphagnetum medii*, au voisinage du pluviomètre.
3. Dans la strate à Vacciniées du *Sphagno-Mugetum.*
4. Sur la Station 5, au-dessus de l'eau, près du bord.

Le tableau suivant résume nos observations. Il indique les amplitudes moyennes mensuelles comparées dans les quatre milieux définis ci-dessus.

Milieux	1	2	3	4
Août 1969	12,8°	18°	11,4°	12°
Septembre 1969	19,3°	25°	22,3°	16,6°
Octobre 1969	25°	27,5°	29,4°	22,2°
Novembre 1969 (jusqu'à la neige)	17°	19,2°	19,5°	16,9°

On peut constater:

a) qu'en août, l'amplitude la plus faible est enregistrée dans la strate à Vacciniées, qui constitue un milieu abrité. Par la suite, elle atteint progressivement les mêmes valeurs qu'en 2, conséquence de la chute des feuilles, qui dégage le thermomètre;

b) que les plus grandes variations sont enregistrées sur le replat, ce qui correspond aux conclusions de TINBERGEN (1941);

c) qu'en moyenne, les plus faibles variations se produisent sur la Station 5.

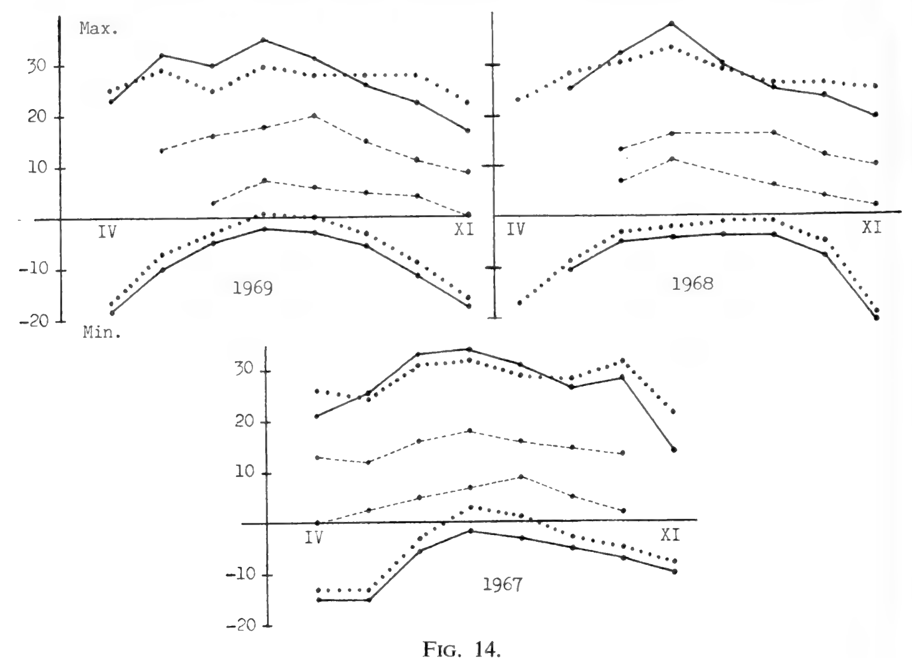


FIG. 14.

Maximums et minimums mensuels de température.

.... Amplitude à 2 m de hauteur.
——— Amplitude au niveau du sol.
— — — Amplitude à 10 cm de profondeur dans le sol.

Il y a donc une différence certaine entre les différents microclimats, au moins pendant la belle saison, et pendant les jours de beau temps.

Sur le replat à *Sphagnum*, on enregistre des températures élevées le jour et basses la nuit.

La Station 5 montre, en septembre et en octobre, une amplitude restreinte par rapport aux autres milieux, à cause de l'ombre portée sur la station par les pins environnants.

Il restait à chercher si la couche d'air en contact avec le sol de la tourbière présente une stratification thermique.

Les graphiques de la figure 14 permettent de comparer l'allure des courbes

de températures mesurées à 2 m de hauteur, à 20 cm au-dessus du sol, et à 10 cm de profondeur dans le sol. Les chiffres correspondent aux maximums et minimums absolus pendant les mois d'avril à novembre.

Chaque année présente les mêmes caractéristiques. Au début et à la fin de la belle saison, les maximums de température sont plus élevés à 2 m, alors que le sol est encore gelé en profondeur au printemps et commence à geler en septembre. Dès le mois de mai, le sol s'étant réchauffé, la température en surface augmente plus qu'à 2 m.

En outre, les minimums enregistrés sont plus bas sur le sol qu'à 2 m en toute saison. Ce fait est certainement dû au phénomène de l'inversion thermique. Un peu avant le coucher du soleil, l'air devient de plus en plus froid à mesure qu'on se rapproche du sol (LEMÉE, 1967).

Le sol des replats, par exemple, montre nettement ce phénomène.

Ex : 20 août 1968	10 h	11 h	12 h	13 h	14 h	15 h	16 h	17 h	18 h	19 h	20 h 30	23 h	24 h
Temp. 2 m	19°	21°	22°	23°	25°	24°	22°	22°	19°	17°	10°	5°	4°
Temp. sol	15°	17°	19°	23°	25°	26°	24°	24°	16°	14°	8°	2°	1°

Le minimum de température est atteint avant le lever du soleil.

Tous les mois, la température au sol (en 1968, aussi à 2 m de hauteur) descend au-dessous de 0° C.

Les amplitudes journalières ont tendance à diminuer pendant l'été à la hauteur de 2 m, tandis qu'elles gardent environ la même valeur au niveau du sol, comme le montre le tableau suivant:

Amplitude journalière maximum pour chaque mois

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1969 2 m	31	37	33	33	31	24	23	26	26	35	31	—
sol	—	—	—	32	33	31	31	30	27	31	28	—
1968 2 m	—	(40)	(42)	38	30	28	31	28	28	31	30	27
sol	—	—	—	—	30	31	38	28	29	31	23	23
1967 2 m	38	31	34	35	35	30	27	27	29	36	26	—
sol	—	—	28	33	36	35	33	31	30	34	20	—

Dans le sol, les écarts de température sont considérablement atténués. La température ne descend au-dessous de 0° C qu'en l'absence de couverture neigeuse.

Exemple : température dans le sol, à 10 cm de profondeur *(Sphagnetum medii)*.

Hivers	63-64	64-65	65-66	66-67	67-68	68-69
Minimums	—5°	—1°	—8°	—5°	+2°	—2,5°

Evaporation

TINBERGEN (1941) a procédé, dans une tourbière des Hautes-Fagnes (Belgique), à des expériences sur le pouvoir évaporateur des différents groupements végétaux. Ses conclusions, qui rejoignent les nôtres, lui permettent d'affirmer que

les surfaces occupées par les sphaignes évaporent davantage que les groupements qui en sont dépourvus.

Un tapis de sphaignes évapore plus ou moins selon son état d'imbibition.

Selon TINBERGEN, le rapport moyen $\frac{\text{évaporation des sphaignes}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$ est de 1,6 avec des sphaignes saturées d'eau, de 1,05 avec des sphaignes simplement humides, et de 0,80 avec des sphaignes sèches.

AMANN (1928) obtient des valeurs de 3 à 5 pour ce même rapport, ce qui est nettement exagéré.

Nous avons signalé (p. 402) l'action évaporatrice des sphaignes sur l'eau contenue dans les gouilles.

Nous rappellerons également ici l'évaporation de l'eau de la nappe phréatique par l'intermédiaire des pins, et l'importance de ce phénomène dans l'évolution de la tourbière (MATTHEY, 1964).

Les mesures que nous avons faites au moyen d'un atmomètre de Piche sont empiriques (DOWDESWELL, 1959) et, par manque de mesures comparatives dans les différentes associations végétales et à des niveaux différents, n'ont guère de valeur.

Néanmoins, elles nous ont donné quelques indications en ce qui concerne les points suivants:

Sur une période de 10 h. (de 8 à 18 h.), et pendant l'été, l'appareil évapore de 0 à 1 mm par temps pluvieux (cette valeur est également valable pour l'évaporation nocturne), environ 1 mm/h par temps couvert et assez humide, et en moyenne 2 mm/h par temps ensoleillé.

La valeur maximum de l'évaporation (jusqu'à 3,5 mm/h) est mesurée entre 12 et 15 h., soit pendant le moment le plus chaud de la journée, et quand l'humidité relative atteint ses plus faibles valeurs.

Nous examinerons plus loin l'influence de l'évaporation au niveau du microclimat.

Conclusion

Il importe de déterminer si la tourbière crée son propre climat, ou si ce dernier est le même que celui de la vallée de La Brévine.

Nous avons déjà répondu en partie à cette question. En ce qui concerne les précipitations, la tourbière relève du climat général.

Toutefois, d'autres facteurs climatiques sont atténués (vents) ou accentués (humidité relative, température) dans la tourbière, phénomène dû essentiellement à la couverture végétale, et plus particulièrement á la présence de la forêt de pins et des tapis de sphaignes.

Bien qu'il soit très difficile d'accéder à notre terrain de recherches pendant l'hiver, et qu'il soit impossible d'y faire fonctionner des appareils enregistreurs,

les quelques mesures que nous avons prises de décembre à mars nous permettent d'avancer que, si pendant la belle saison, les extrêmes de température et, dans une moindre mesure, l'humidité et la sécheresse de l'air, sont accentués par rapport au climat général, en hiver, les différences se nivellent. Quand la neige recouvre le sol, les conditions climatiques sont les mêmes sur toute l'étendue de la vallée.

Le mésoclimat se confond alors avec le macroclimat.

Hydrologie

Hydrologie de la tourbière

Le haut marais doit sa présence sur un massif karstique perméable à une couche d'argile glaciaire qui fut déposée sur le fond de la vallée de La Brévine par un glacier local, probablement à l'époque wurmienne.

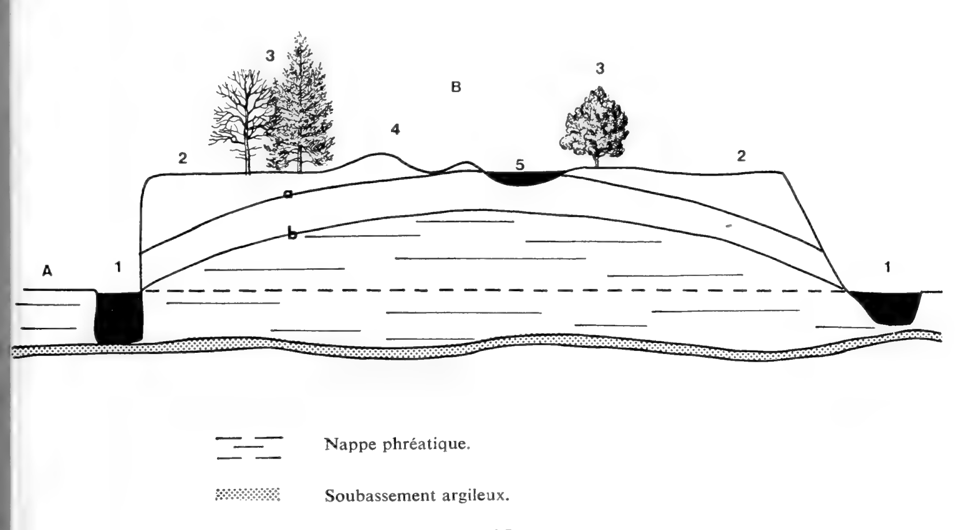


Fig. 15.

Variations en hauteur de la nappe phréatique (Les hauteurs sont fortement exagérées).
A. Marais abaissé; B. Haut marais.
1. Canaux; 2. Landes de dégradation; 3. Ceinture forestière *(Sphagno-Mugetum)*;
4. Butte; 5. Gouille; 4 et 5 sont dans la zone centrale humide.
Niveaux de la nappe phréatique:
a — en période humide; b — en période sèche.

Des tourbiers, qui nous ont communiqué leurs observations, ont pu constater que cette argile n'est pas disposée en une couche régulière et plane. Elle forme des vagues ayant jusqu'à 50 cm de profondeur.

C'est à partir de ce substrat imperméable qu'a débuté, il y a 8000 à 10.000 ans, l'histoire de la tourbière du Cachot.

Elle forme un milieu hydrologique indépendant du substrat géologique de la vallée. En effet, elle ne reçoit aucune alimentation en eau à partir des pentes qui la dominent, et qui sont formées de calcaires jurassiques perméables sur lesquels l'eau ne ruisselle pas.

La pluie et la neige constituent l'unique apport à la tourbière. On doit admettre, par conséquent, que c'est au climat pluvieux du Jura que les tourbières doivent leur survie.

Le volume tourbeux contient une nappe phréatique (fig. 15). Nous donnons à ce terme le sens suivant: volume de tourbe imbibée au maximum. Dans la tour-

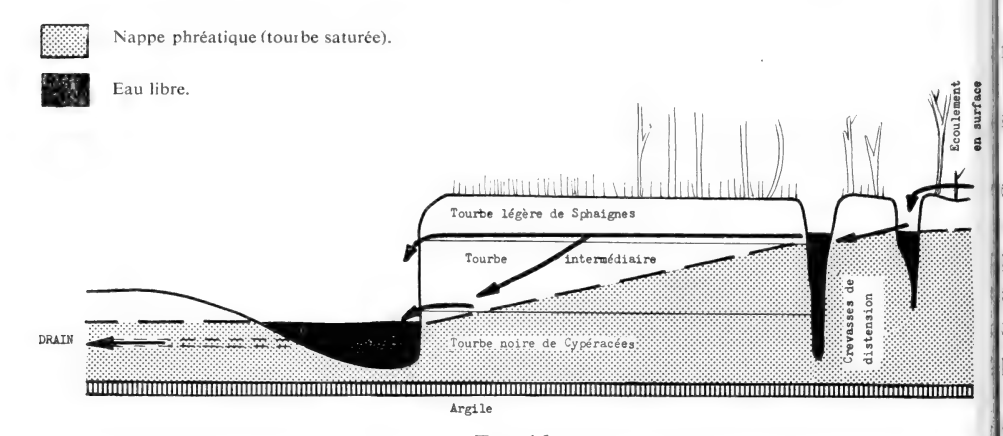


Fig. 16.
Mouvement de l'eau vers le Canal 11.

bière du Cachot, drainée sur son pourtour, c'est au centre seulement que l'imbibition de la tourbe est maximum jusqu'en surface. Vers les bords, la nappe s'abaisse à peu près jusqu'au niveau des canaux d'exploitation, qui constituent en quelque sorte son niveau de base. Les eaux de pluie et de fonte des neiges n'occupent, par conséquent, qu'une couche relativement faible sous la surface, particulièrement dans le centre et sur la lande Pochon.

Les autres landes, très desséchées, ne peuvent se réimbiber normalement et ne retiennent que peu d'eau d'imbibition.

En cas de précipitations abondantes, lorsque les gouilles sont pleines, ce qui indique que la nappe phréatique est à son plus haut niveau, on voit se former un écoulement superficiel sur le *Sphagnetum medii*. Les gouilles se déversent les unes dans les autres, puis dans des crevasses d'affaissement. De là, l'eau s'écoule en direction des bords en suivant les couches de tourbes de densités différentes, avant de se déverser dans les canaux de l'encoche Marguet (pour la partie est de la tourbière) par de petites cascades issues du mur de tourbe (Canal 1c) ou, le plus souvent, par des suintements (Canaux 11, 12) (fig. 16).

Les eaux de la partie ouest s'écoulent en direction de la lande Pochon. Les rigoles de drainage creusées à sa surface les recueillent et les conduisent vers un collecteur de drains creusé au bas du fossé Pochon. Enfin, les eaux de la région 10 (Stations 10, 10a, 10b) s'écoulent vers la mare Pochon.

Lorsqu'il pleut, le niveau augmente davantage dans les canaux périphériques que dans les gouilles du haut marais. Alors que ces dernières ne sont alimentées que par les précipitations, les canaux reçoivent en plus les eaux d'écoulement du haut marais. On constate en outre que leur niveau le plus haut est atteint deux ou trois jours après qu'il ne soit atteint dans les gouilles.

Puis les drains conduisent rapidement les eaux dans les deux emposieux dont nous avons parlé à la page 374, par lesquels elles disparaissent sous terre.

La surface de la tourbière s'assèche relativement rapidement dans le centre sous l'action évaporatrice des sphaignes et des pins.

Plus les périodes sèches se prolongent, plus le niveau de la nappe descend, et il faudra de fortes précipitations pour en ramener le niveau jusqu'en surface.

Les travaux de NYS (1954-1955) ont montré qu'une tourbière ne constitue pas une réserve d'eau au même titre qu'un lac de retenue, mais qu'en gros, elle en évacue autant qu'elle en reçoit. Le même auteur a mis en évidence, par des colorations, que la partie non saturée ne peut retenir de l'eau en supplément plus de quatre à cinq jours.

Le drainage ne semble pas devoir affecter gravement l'hydrologie de la tourbière du Cachot, si les conditions actuelles sont maintenues. Il semble que les zones de forêt, maintenant sous protection, maintiennent entre les bords drainés et le centre humide une marge suffisante pour que l'évolution du *Sphagnetum medii* ne soit pas accélérée.

Hydrologie des gouilles et des canaux

Nous avons admis plus haut que le niveau de l'eau dans les gouilles correspond au niveau supérieur de la nappe phréatique. Ce niveau varie sans cesse, même au cours d'une journée.

Dans l'ensemble, la profondeur des mares va en augmentant du N.-O. au S.-E., et de la périphérie vers le centre. Il en résulte que les Stations 5 et 9 contiennent de l'eau plus longtemps que les autres.

Les périodes de sécheresse abaissent le niveau de la nappe, et la couche superficielle non saturée augmente en épaisseur. On remarque d'abord l'assèchement progressif des gouilles, puis la contraction de leur fond. Il est connu, depuis les travaux de NYS *(loc. cit.)*, que les tourbières marquent une sorte de pulsation, due à une contraction en période de sécheresse et à une augmentation de volume en période humide. Cet auteur a mesuré des variations de 10 cm d'amplitude dans une tourbière des Hautes Fagnes.

La diminution de la profondeur de l'eau dans les gouilles suit généralement la courbe représentée sur la figure 17.

Dans un premier temps, la surface d'eau libre et les replats environnants évaporent de concert. Mais un déséquilibre ne tarde pas à s'établir, puisqu'une surface de sphaignes saturées évapore environ deux fois plus qu'une surface d'eau libre de valeur équivalente. Aussi les sphaignes, après avoir évaporé leurs réserves, prélèvent l'eau dans les gouilles, par capillarité, pour l'évaporer ensuite.

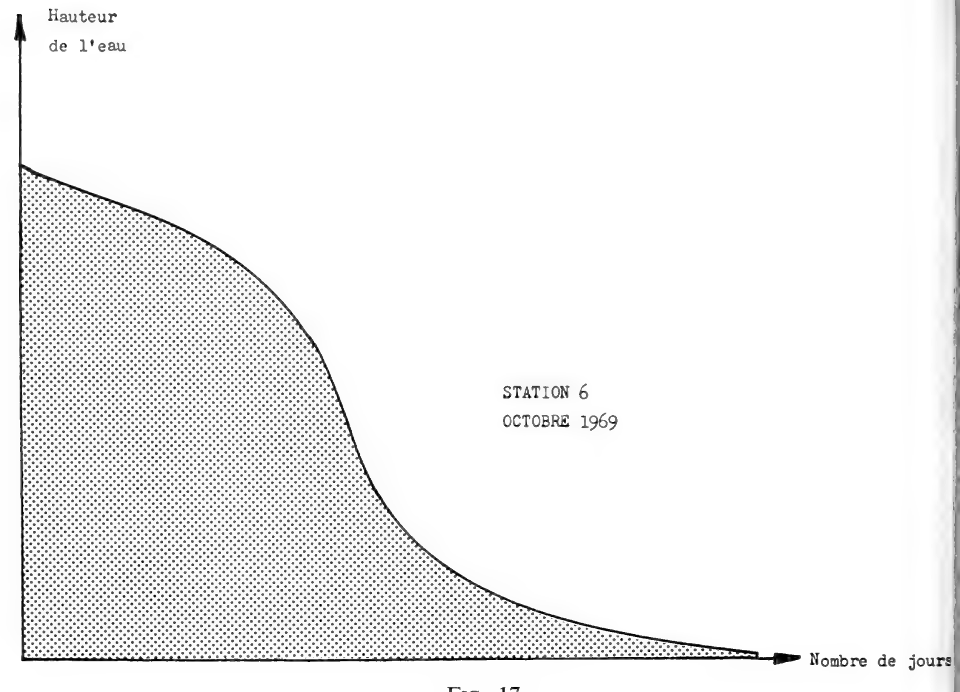


FIG. 17.
Courbe théorique montrant la vitesse de la diminution de l'eau dans les gouilles.

C'est à ce moment que la courbe amorce sa plus grande pente, marquant un abaissement rapide du niveau de l'eau.

Sur le terrain, il est possible d'observer, à ce second stade de l'assèchement des gouilles, un liseré de sphaignes humides, de largeur variable (20 à 40 cm) qui tranche nettement sur l'ensemble des replats desséchés (fig. 18).

Lorsqu'il ne reste qu'une faible pellicule d'eau mêlée de boue sur le fond de la gouille, les sphaignes des bords ne sont plus en contact direct avec l'eau, et la couverture de feuilles mortes de *Carex*, de *Scheuchzeria* et de *Trichophorum* qui recouvre le fond diminue l'évaporation.

Quand l'eau a disparu, le fond se dessèche en surface et se recouvre d'une croûte épaisse et dure, formée de tourbe, de boue végétale et de débris de feuilles.

Bien qu'irrégulière et crevassée, cette croûte ralentit l'évaporation et préserve le fond humide de températures excessivement élevées.

Si la sécheresse continue (après vingt à trente jours sans pluie selon les stations), le fond se contracte et la croûte primaire va se trouver suspendue aux

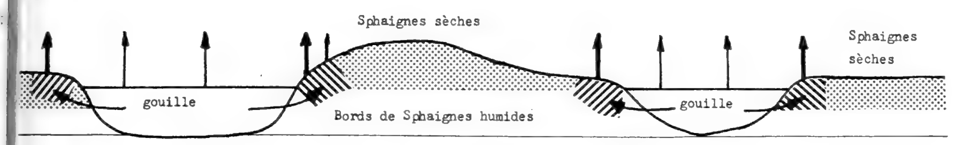


FIG. 18.
Pompage de l'eau des gouilles par les sphaignes des bords.

tiges de *Carex* et de *Scheuchzeria* qu'elle enserre. Il se formera alors une croûte secondaire, puis une croûte tertiaire (fig. 19).

Nous n'avons pas pu observer le processus plus loin que le début de la formation de la croûte III, et ceci en 1964, année particulièrement sèche, pendant laquelle deux assèchements successifs de courte durée ont été suivis par une période de trente-six jours consécutifs de sec.

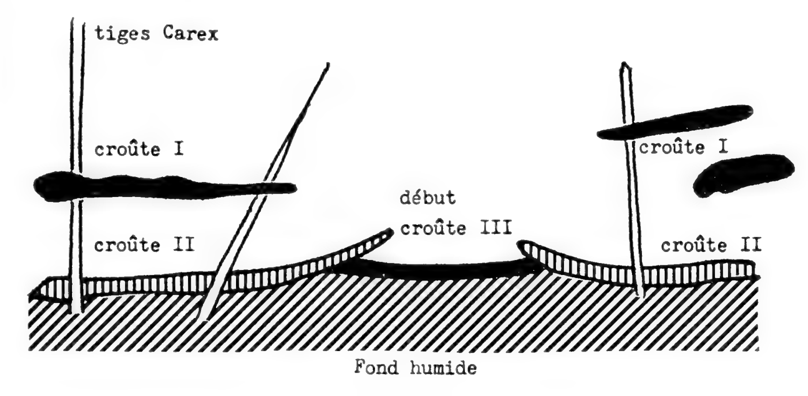


FIG. 19.
Fond de gouille desséché. Croûtes I, II, III.

Lors des précipitations, le fond se regonfle, reprend son volume normal en réabsorbant successivement les croûtes II et I. Dans le même temps, les sphaignes se saturent (les sphaignes peuvent absorber plus de 20 fois leur poids sec en eau (MATTHEY, 1962). C'est après seulement que le niveau commence à monter dans les mares.

Ainsi, dans la Station 5, après la période de sécheresse signalée plus haut, il a fallu 40,7 mm de pluie pour ramener 30 mm d'eau libre. Nous avons pu

mesurer qu'une hauteur de pluie de 3,4 mm a provoqué un « regonflement » du fond de l'ordre de 20 à 30 mm selon les endroits.

Il faut noter que la croûte primaire submergée ne se disloque pas avant l'année suivante.

Lors du remplissage de la gouille, il se forme des poches d'air sous les fragments de croûte I suspendus aux herbes. L'air diffuse lentement à travers le plafond de la poche et contribue à l'aération de l'eau (fig. 20).

La surface des gouilles n'augmente guère en cas de pluies prolongées. Lorsque le niveau maximum est atteint, l'eau s'écoule dans ou sur le tapis de sphaignes,

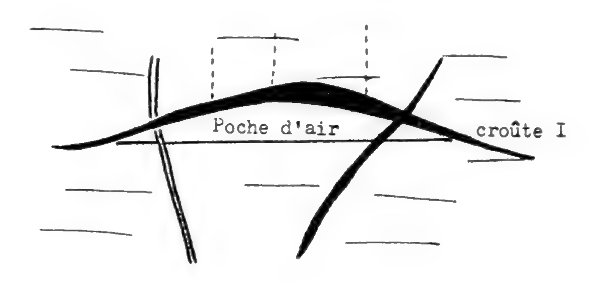


Fig. 20.
Poche d'air sous un fragment de croûte I après le remplissage de la gouille.

gagne les crevasses, et de là s'écoule vers les bords où elle alimente les canaux périphériques.

Les canaux périphériques, ou fossés d'exploitation, contiennent de l'eau en permanence.

Le volume d'eau des canaux est plus important que celui des gouilles. Nous rappelons que leur alimentation est à la fois directe et indirecte, c'est-à-dire qu'à l'eau de pluie et de fonte s'ajoute l'eau recueillie par le haut marais et qui s'écoule vers les canaux en suivant les différentes couches de tourbe (fig. 16).

Le Canal 11 est alimenté à partir des réserves d'eau contenues dans les profondes crevasses qui résultent de l'affaissement de la haute tourbière dans le fond de l'encoche Marguet, et qui recueillent elles-mêmes le surplus des eaux de la région des Stations 5 et 9. En cas de pluie, le niveau des canaux augmente proportionnellement davantage que celui des gouilles.

Par exemple, les pluies des 13 et 14 juin 1964 ont fourni 27 mm d'eau à la tourbière. Le niveau de la Station 5 accusait une montée de 8 cm le 15 juin. Celui du Canal 11 s'est élevé de 15 cm, et la crue s'est poursuivie jusqu'au 18 juin alors que le niveau commençait à redescendre dans la Station 5.

Chaque année, à la fonte des neiges et lors des gros orages, le Canal 11 déborde largement et envahit partiellement l'encoche Marguet.

Végétation

La carte phytosociologique (Matthey, 1964) montre clairement la disposition de la végétation sur la tourbière, que l'on peut résumer ainsi:
— landes sur les bords exploités;
— ceinture forestière entourant les associations centrales humides (fig. 4).

Lors de l'extraction de la tourbe, les paysans procédaient toujours de la même façon. Ils commençaient par déboiser le haut marais, à partir du mur de tourbe, sur une certaine profondeur, en conservant les strates arbustive, herbacée

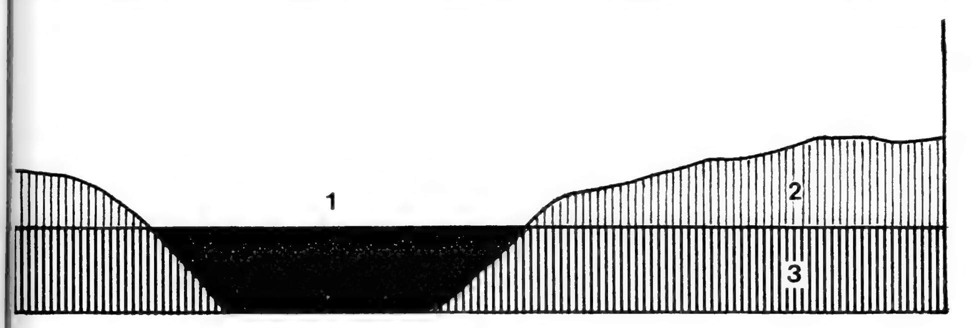


Fig. 21.
Extension du milieu aquatique aux replats dans le *Sphagnetum medii*.
1. Gouille; 2. Replat de Sphaignes, partie exondée; 3. Replat de Sphaignes, partie immergée.

et muscinale. Puis, sur une distance moindre, ils enlevaient toute végétation en même temps que la couche superficielle de tourbe.

L'abandon progressif de la tourbe en tant que combustible a entraîné l'abandon des chantiers d'exploitation dans l'état où ils étaient. On peut dire que les différents types de landes correspondent en fait à ces différents degrés de préparation du terrain, et non à un stade de l'évolution normale, comme l'ont cru la grande majorité des botanistes (Ischer, 1935).

Il n'est pas utile de caractériser davantage ici les différents types de landes. Les mares que l'on y rencontre résultent de l'activité humaine (*exemple :* la mare Pochon).

Si l'on tient compte du fait que les landes sont des stades dégradés de la forêt de pins, la figure 4 montre clairement que celle-ci occupe tout le pourtour de la haute tourbière et forme une large ceinture autour du centre humide.

Cette association, le *Sphagno-Mugetum* Kuoch, correspond à la forêt climacique.

Dans l'angle nord de la tourbière, elle est remplacée par une pessière à sphaignes et à bouleaux pubescents, correspondant au *Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*, décrit par Richard (1961).

La partie centrale, qui correspond au sommet du bombement de la tourbière et à la zone d'affleurement de la nappe phréatique, est occupée par le *Sphagnetum medii* Käst *et al.*

C'est là que les sphaignes trouvent leurs meilleures conditions de croissance. Nous avons montré précédemment (Matthey, 1964) que les différents stades d'évolution du *Sphagnetum medii* vers le *Sphagno-Mugetum* correspondent à un certain nombre de sous-associations.

Les gouilles, que nous avons définies précédemment comme étant les mares peu profondes enclavées dans le *Sphagnetum medii*, constituent le milieu aquatique proprement dit. Du point de vue phytosociologique, elles appartiennent au *Scheuchzerietum*. Cette association ne se trouve à l'état pur que dans la Station 5. Les autres gouilles présentent des stades plus ou moins évolués de *Scheuchzerietum*, ceci en corrélation avec leur degré de comblement.

A dire vrai, lorsque la nappe phréatique est à un niveau élevé, c'est-à-dire quand les gouilles sont pleines, il semble que les replats à *Sphagnum recurvum*, qui avoisinent les gouilles, en soient la continuation naturelle pour les insectes, si bien que la délimitation du milieu aquatique proprement dit est assez délicate dans le *Sphagnetum medii* (fig. 21).

Composition floristique des gouilles

Nous avons établi un tableau de la végétation des 41 gouilles les plus représentatives au point de vue entomologique selon le procédé suivant:

— pour les gouilles de petites et moyennes dimensions, nous avons compté toutes les plantes;
— pour les gouilles de grandes dimensions, nous avons procédé à un échantillonnage au hasard. Après avoir divisé la surface des stations en carrés de 50 cm de côté, chacun représentant un échantillon, nous avons choisi un nombre suffisant de carrés d'après une table de nombres pour l'échantillonnage au hasard (Lindley et Miller, 1968) et nous avons compté les plantes qu'ils contenaient.

Afin d'obtenir des valeurs comparables, les chiffres obtenus pour les différentes espèces ont été transformés en % du total des plantes de la station considérée.

Les valeurs exprimées dans le tableau (p. 408) correspondent précisément à ces pourcentages. Le signe x indique les valeurs inférieures à 5%, qui n'entrent pas en ligne de compte pour les calculs statistiques.

Classement des gouilles

Sur la base de leur composition floristique, nous avons tenté une classification statistique des gouilles, donc des biotopes abritant la faune que nous étudions.

Dans ce but, nous avons utilisé la méthode mise au point par MOUNTFORD (1962). Elle consiste à calculer un index de similarité basé sur la distribution des séries logarithmiques, ce qui la rend moins dépendante de la taille des échantil-

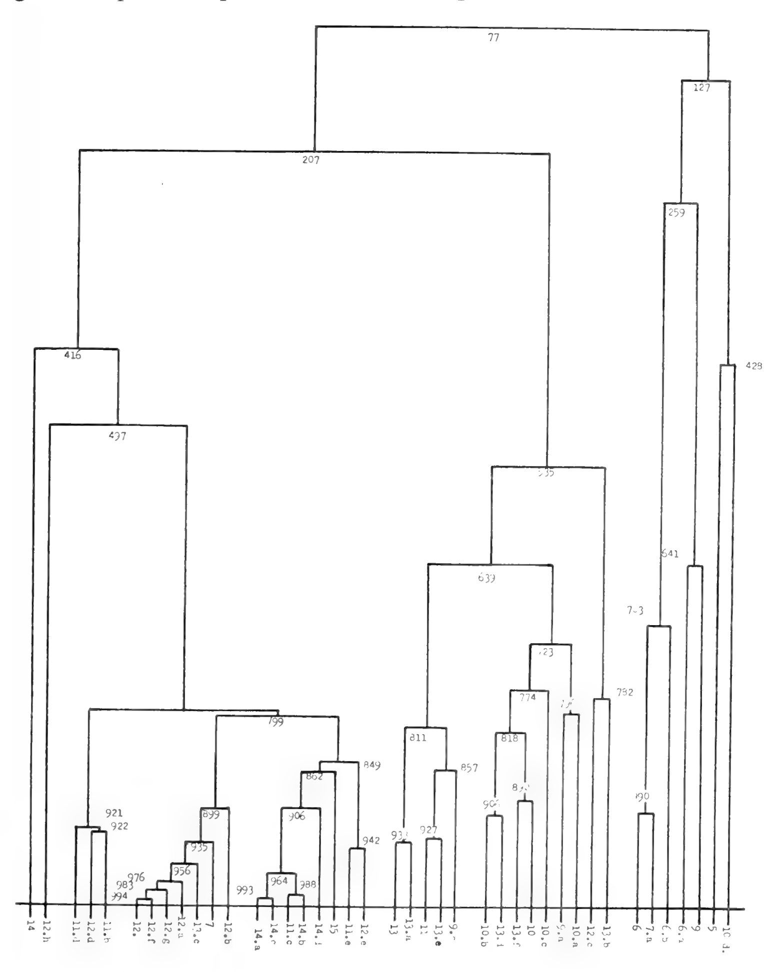


FIG. 22.
Classification des gouilles d'après la méthode de MOUNTFORD.

lons que les méthodes de Jaccard et de Sorensen qui l'ont précédée et desquelles elle dérive (WILLIAMS, 1964). En outre, une méthode de classification des biotopes, basée sur leur index de similarité, donc sur leur degré de ressemblance, est exposée par MOUNTFORD.

Par ce procédé, par ailleurs fort laborieux lorsqu'il est appliqué à un grand nombre de stations, nous avons obtenu un dendrogramme (fig. 22) qui nécessite quelques explications.

Stations	*Menyanthes trifoliata*	*Andromeda polifolia*	*Oxycoccus quadripetalus*	*Carex chordorrhiza*	*Carex filiformis*	*Carex inflata*	*Carex limosa*	*Eriophorum angustifolium*	*Trichophorum caespitosum*	*Scheuchzeria palustris*	*Sphagnum cuspidatum*	*Sphagnum recurvum*	*Sphagnum subsecundum*	*Calliergon stramineum*	*Drosera longifolia*
St. 5	0	0	0	0	0	0	22	0	0	59	8	0	0	11	
St. 6	0	0	0	0	0	18	81	x	0	0	0	0	0	0	x
St. 6a	0	0	0	0	0	22	24	0	0	5	12	37	0	0	
St. 6b	0	x	x	0	0	29	33	x	0	0	0	0	0	16	x
St. 7	0	0	0	0	0	6	x	0	90	x	0	0	0	0	0
St. 7a	0	0	0	0	0	22	73	0	0	5	0	0	0	0	0
St. 9	x	x	x	0	14	x	14	x	0	14	9	36	9	0	x
St. 9a	0	0	0	0	18	x	8	0	0	13	0	0	60	0	0
St. 9c	0	x	x	0	15	x	8	x	10	x	0	x	53	0	x
St. 10	0	x	11	6	40	5	20	x	x	7	0	0	x	0	x
St. 10a	0	5	x	0	27	8	7	6	0	12	0	0	32	0	0
St. 10b	0	0	x	6	33	5	24	7	0	6	0	0	15	0	0
St. 10c	0	x	6	x	25	7	33	5	0	0	0	x	8	0	x
St. 10d	0	0	0	0	41	11	5	0	0	40	0	0	0	0	0
St. 11	x	0	0	5	5	9	15	0	18	0	0	x	46	0	0
St. 11b	9	0	0	x	0	x	6	x	64	0	0	0	17	0	0
St. 11c	0	x	x	14	0	x	10	0	66	0	0	0	5	0	0
St. 11d	x	0	x	7	x	x	5	x	50	x	0	0	26	0	0
St. 11e	x	5	x	17	x	x	22	0	48	0	0	0	0	0	x
St. 12	x	x	x	x	9	7	x	x	62	5	0	0	6	0	0
St. 12a	x	x	x	x	12	10	5	x	56	7	0	x	6	0	0
St. 12b	x	0	x	x	x	13	x	0	59	18	0	0	0	0	0
St. 12c	x	0	x	x	x	x	16	x	17	19	0	0	38	0	0
St. 12d	0	x	6	x	x	x	14	0	48	5	0	0	18	0	0
St. 12e	x	0	0	26	0	x	20	8	45	0	0	0	0	0	0
St. 12f	x	0	x	x	6	6	x	x	61	8	0	0	8	0	0
St. 12g	0	x	5	0	9	6	0	x	56	7	0	0	11	0	0
St. 12h	x	0	x	0	27	10	10	5	30	13	0	0	0	0	0
St. 13	x	0	x	x	x	x	24	x	30	x	0	0	33	0	x
St. 13a	x	x	x	x	5	5	15	x	29	x	0	0	40	0	x
St. 13b	x	x	5	5	7	x	29	x	7	10	0	0	30	0	x
St. 13c	x	x	x	x	7	6	8	x	54	x	0	5	9	0	0
St. 13d	x	0	x	0	31	8	25	6	0	17	0	0	10	0	0
St. 13e	0	0	x	x	x	x	15	x	15	8	0	0	51	0	x
St. 13f	x	x	10	0	34	11	19	x	0	17	0	0	6	0	0
St. 14	x	x	x	14	0	x	26	x	27	0	0	x	0	25	0
St. 14a	x	x	x	8	0	x	18	x	65	0	0	0	x	0	0
St. 14b	x	x	x	19	0	x	10	0	63	0	0	0	0	0	0
St. 14c	x	0	x	10	0	x	14	x	72	0	0	0	0	0	0
St. 14d	x	x	x	22	0	x	x	x	61	0	0	0	10	0	x
St. 15	0	x	x	x	0	x	15	0	63	0	0	0	0	17	0

L'identité absolue entre deux stations est représentée par le chiffre 1000 (toutes les valeurs, calculées avec 3 décimales, et qui oscillent en fait entre 0 et 1, ont été multipliées par 1000 par commodité).

Un degré de similarité de 994, tel qu'il existe entre les Stations 12 et 12f indique qu'elles se ressemblent très fortement. Les chiffres ci-dessous, exprimant la composition floristique de ces deux stations en %, le prouvent:

	Carex filiformis	*Carex inflata*	*Trichophorum caespitosum*	*Scheuchzeria palustris*	*Sphagnum subsecundum*
Station 12	9%	7%	62%	5%	6%
Station 12f	6%	6%	61%	8%	8%

Les valeurs au-dessous de 5% ont été négligées. Le calcul est fait sur la base de la formule suivante:

$$I = \frac{[\sum (m_i \cdot n_i)]^2}{\sum m_i^2 \cdot \sum n_i^2}$$

I = index de similarité
m = valeurs pour la Station 12
n = valeurs pour la Station 12f

En appliquant la formule aux chiffres fournis par l'échantillonnage, nous obtenons:

$$I = \frac{(9.6+7.6+62.61+5.8+6.8)^2}{(9^2+7^2+62^2+5^2+6^2)\ (6^2+6^2+61^2+8^2+8^2)} = 0{,}9941800$$

I (valeur multipliée par 1000) = 994.

Les stations sont ainsi comparées deux à deux.

Pour l'application de la méthode de classification, qui nécessiterait un long exemple, nous renvoyons à la publication de MOUNTFORD.

Les biotopes classés se groupent en familles, telles Stations 12, 12f, 12g, 12a, 13c, 7 et 12b. Cette famille correspond, exception faite de la Station 7, à un groupe homogène dans le terrain, aux conditions écologiques fort semblables (fig. 23). Il en est de même pour la famille comprenant les Stations 14a, 14c, 11c, 14b, 14d et 15.

Ces familles se groupent ensuite entre elles. On peut dire en gros que la partie de gauche du dendrogramme (de 14 à 12e) correspond aux stations où domine *Trichophorum caespitosum*, tandis que la partie de droite correspond aux stations où dominent les *Carex*.

Il est intéressant de constater également que les stations appartenant à la partie gauche du dendrogramme (14 à 12e) sont comblées par *Sphagnum recurvum* et *S. subsecundum*, tandis que les stations appartenant à la partie droite (de 13 à 10d) sont comblées par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* (fig. 24).

La méthode de MOUNTFORD rend compte de la réalité, tout au moins d'une certaine réalité; les observations précédentes le montrent. Ce n'est donc pas une simple construction statistique pour laquelle l'écologie n'est qu'un vague prétexte. Elle a d'ailleurs été appliquée avec succès, à plusieurs reprises, par des auteurs anglais (DUFFEY, 1968; MORRIS, 1969).

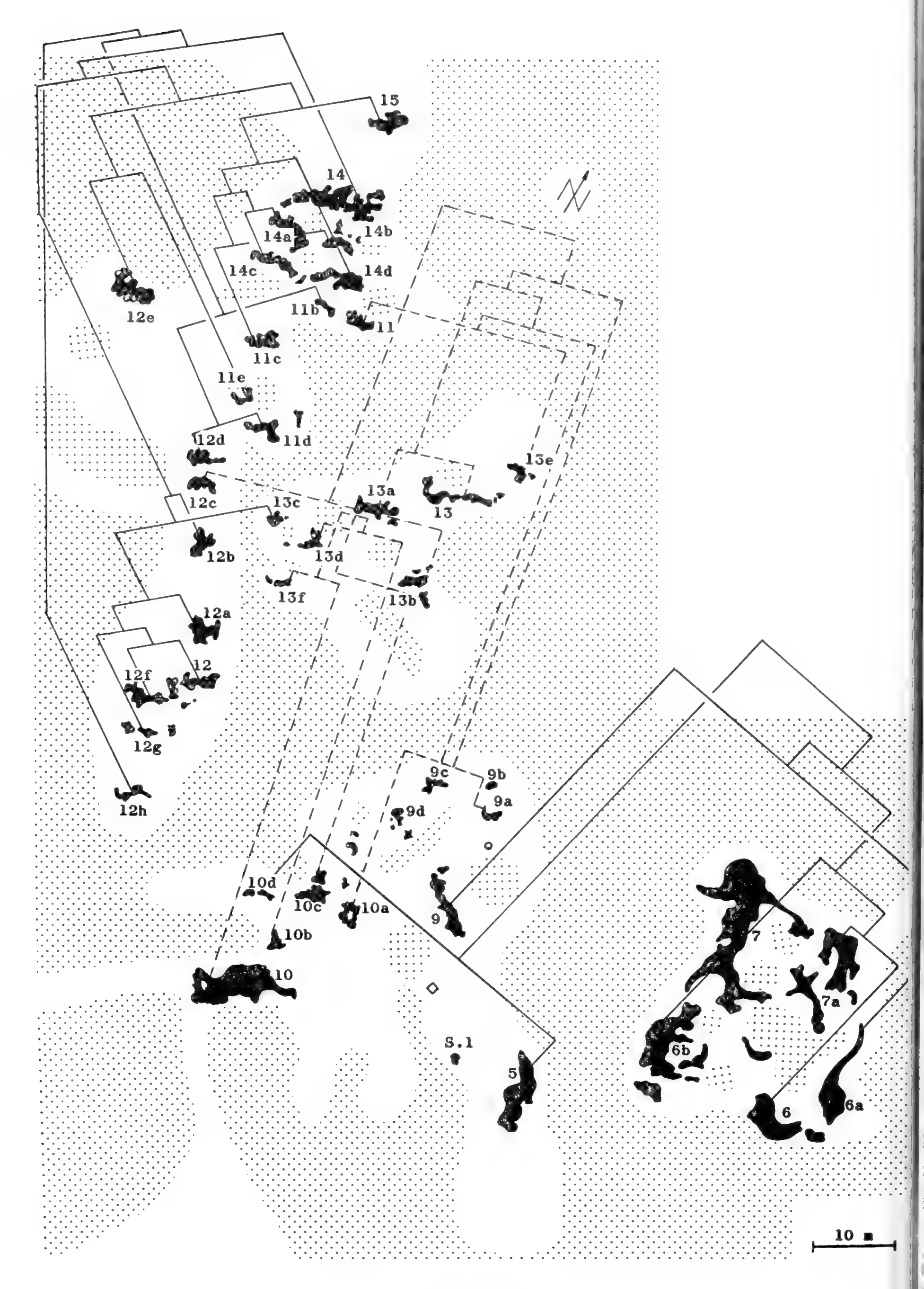


Fig. 23.
Groupement des gouilles en « familles » d'après la figure 22.

Evolution des gouilles

La végétation de la tourbière évolue très lentement vers la forêt climacique, qui représente le stade terminal en équilibre dynamique avec les conditions climatiques actuelles.

Dans quelques petites tourbières (celle de la Châtagne, dans la même vallée, en est un exemple) où le drainage a accéléré l'évolution naturelle en réduisant la hauteur de la nappe phréatique, toutes les gouilles ont disparu et la forêt de pins *(Sphagno-Mugetum)* occupe toute la surface (MATTHEY, 1964).

Dans la tourbière du Cachot, le drainage a moins d'effet sur les associations humides, qui sont isolées des bords par une large zone protectrice. Mais l'ensemble de la végétation n'en évolue pas moins vers la forêt climacique.

On peut reconstituer la lente colonisation du *Sphagnetum medii* par les pins selon un processus dont les phases sont montrées par les planches III et IV.

Ici ou là, on peut observer sur les replats très humides des pins isolés, souvent peu branchus, et dont la petite taille ne traduit guère l'âge, puisque des exemplaires de 1 m et 1,50 m, dont nous avons compté les cernes de croissance, avaient respectivement 25 ans et 30 ans. C'est dire que ces arbres vivent en mauvaises conditions écologiques. Un fort pourcentage d'entre eux meurt sur pied.

Ces pins modifient localement les conditions édaphiques, en particulier en asséchant et acidifiant le sol dans leur zone d'enracinement. Cette action directe sur le sol, jointe au poids de l'arbre, déclenche la formation d'une butte. Les sphaignes *(Sphagnum recurvum)* réagissent à la pesanteur exercée sur elles par une tendance à englober, à noyer depuis en bas, l'objet qui est la source de la pression, et qui leur sert en même temps de support.

Nous avons ainsi pu observer, de 1967 à 1969, un accroissement de près de 20 cm dans un tapis de *Sphagnum recurvum* réagissant au poids et à la présence d'un cadre de bois posé sur le sol et délimitant des pièges à Carabiques près de la Station 13. On peut expliquer ainsi les petites buttes de sphaignes qui partent « à l'assaut » des troncs de pins, selon l'ancienne conception des botanistes.

Sur cette butte en formation, non seulement le pin pionnier va se développer, mais aussi de jeunes pins provenant de graines tombées dans ce milieu plus favorable à leur croissance que ne le sont les replats environnants.

La figure G montre une butte semblable. Autour d'un pin pionnier devenu grand (4 m) poussent une cinquantaine de jeunes pins rassemblés sur une butte d'environ 6 m de diamètre, dont le pin pionnier est le centre et la cause, soit environ deux arbres par m^2.

Ces jeunes pins grandissent de concert. L'influence sur le sol se fait plus intense. D'une part, l'acidification et l'assèchement s'accentuent, d'autre part, la butte gagne en dimensions. Les espèces de sphaignes liées aux replats *(Sphagnum recurvum* et ses sous-espèces) cèdent le pas devant d'autres espèces mieux adaptées

à ce nouveau milieu (en particulier *S. medium* et *S. acutifolium*). En outre *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* et *Calluna vulgaris* vont se développer et créer une strate arbustive.

Souvent, à ce stade, le pin pionnier sèche sur pied, mais ce n'est pas une règle générale (fig. H).

L'îlot forestier poursuit sa croissance (fig. I) alors que le pin pionnier s'est effondré et est en voie d'être scellé dans le sol par les mousses.

La figure J montre un îlot de pins en plein épanouissement. Les arbres atteignent 5 à 6 m de hauteur. Dans la partie nord de la tourbière, cette disposition en îlots est particulièrement frappante (fig. K).

Le stade final de la colonisation voit les différents îlots se rejoindre pour former une forêt continue (fig. L). Le stade climacique est atteint.

L'évolution que nous venons de retracer intéresse au plus haut degré les milieux que nous étudions puisqu'elle entraîne leur disparition.

Bien que nous ayons brièvement exposé précédemment le processus de comblement des gouilles (Matthey, 1964), il est nécessaire que nous le reprenions ici avec quelques détails. Il est lié à la dynamique de deux sous-associations du *Sphagnetum medii*:

— le *Sphagnetum medii sphagnetosum recurvii*, dont l'espèce colonisatrice est *Sphagnum recurvum*;
— le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli*, dont l'espèce colonisatrice est *Sphagnum medium*.

1. On observe le comblement par le *Sphagnetum medii sphagnetosum recurvii* lorsque les gouilles sont entourées par des replats. *Sphagnum recurvum* forme des peuplements qui, prolongeant ceux des bords, gagneront peu à peu vers le centre, sans être complètement immergés. Des îles se formeront autour des touffes de *Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum recurvum* se mêlant à *S. subsecundum* qui vit sur le fond des gouilles. En même temps, des rhizomes flottants de *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre* se propagent dans l'eau et favorisent le développement de *S. recurvum* en lui fournissant un support.

Dès lors le processus va s'accélérer. Le tapis de *Sphagnum recurvum* s'égalisera, l'eau libre disparaîtra avec les végétaux qui lui sont liés, en particulier *S. cuspidatum*, *S. subsecundum*, *Carex chordorrhiza* et *C. limosa* (fig. 24, partie de gauche). Le replat qui en résulte va se trouver peu à peu surélevé par la croissance des îlots de pins des alentours.

Amann (1928) admet que la croissance de *Sphagnum recurvum* atteint 2,5 cm par année. Nous avons observé une croissance de 7 à 8 cm dans des circonstances très favorables.

Mais, en dépit de ces chiffres, le comblement effectif est très lent. Les grandes gouilles sont d'abord morcelées en mares plus petites, qui mettent longtemps à

s'effacer. Ainsi, en sept ans, nous avons observé la fragmentation de la Station 13 en deux bassins, et celle de la Station 14 en trois bassins.

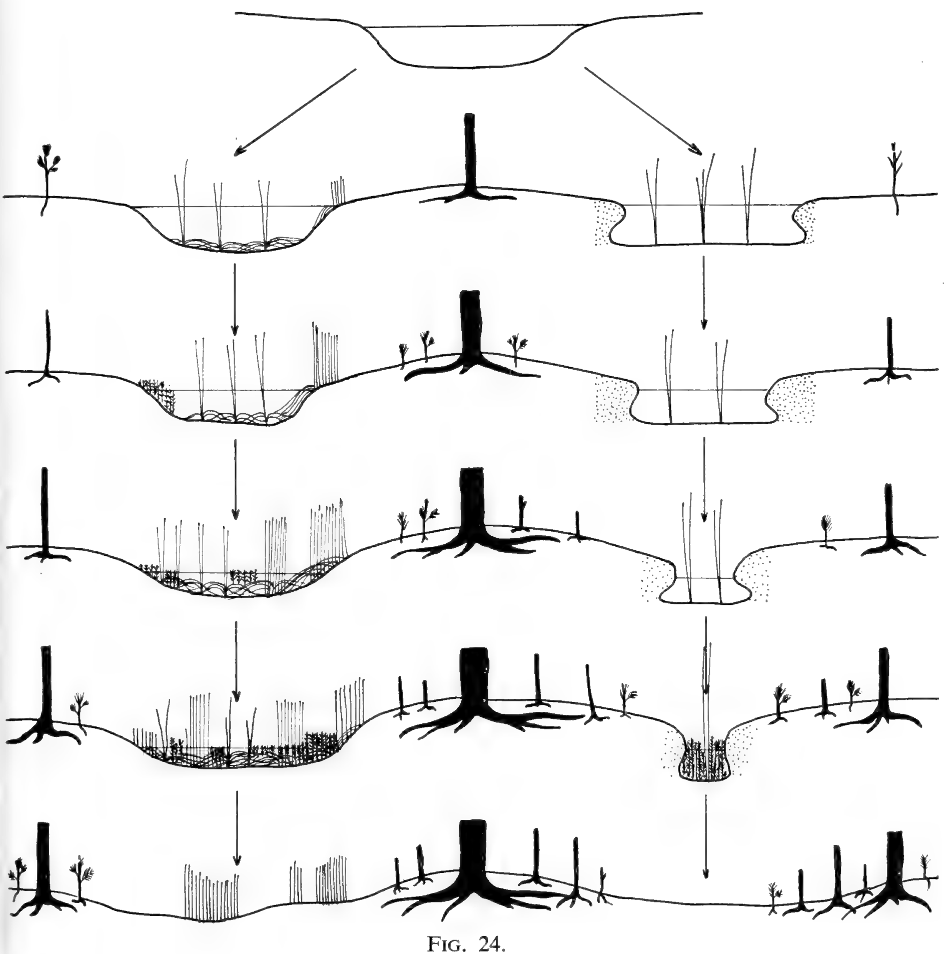


FIG. 24.
Modes de comblement des gouilles.
Mares à *Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum subsecundum* et *S. recurvum*;
Exemple: Station 11c.
Mares à *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* et *Sphagnum cuspidatum*;
Exemple: Station 5.

La Station 11b est en voie d'être coupée en deux par un massif de *Sphagnum recurvum*, de même que la Station 10b. Les exemples pourraient être multipliés.

2. Le comblement par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* est bien différent de ce qui vient d'être décrit. Signalons d'abord que, si *Sphagnum rubellum* a donné son nom à la sous-association, c'est *Sphagnum medium* qui en est l'espèce dynamique.

Les sphaignes du *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* forment un bord en surplomb très caractéristique (fig. 25).

Nous avions émis l'idée (Matthey, 1964) que les sphaignes de cette sous-association supportent mal l'acidité de l'eau au contact de laquelle elles se trouvent, et qu'elles en sont protégées par une zone-tampon formée de sphaignes mortes ou de *Drepanocladus fluitans*, de pH intermédiaire.

Les nombreuses mesures que nous avons effectuées depuis lors, à l'aide d'un appareil plus perfectionné (pHmètre METROHM portatif), n'ont pas confirmé

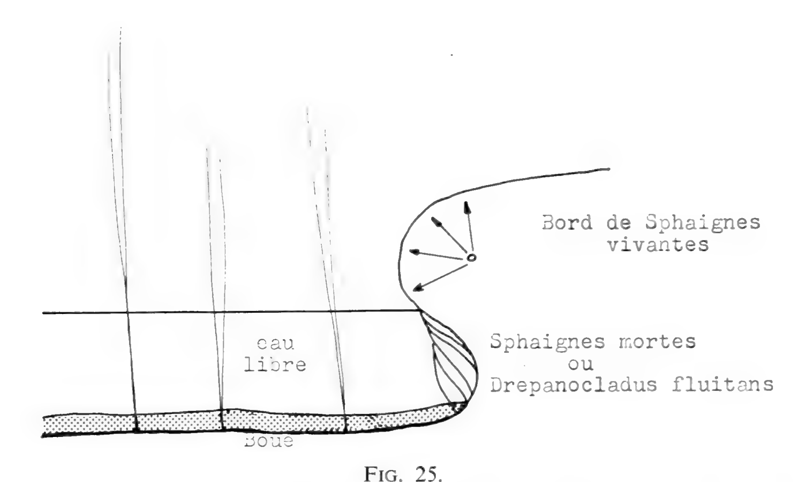


Fig. 25.
Profil d'un bord de gouille formé par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli.*
—→ Sens de la progression du bord.

cette hypothèse de manière satisfaisante. Seule l'expérimentation pourra, en définitive, apporter une réponse valable à ce problème.

Plus la butte dont le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* constitue le bord se soulève en son centre, plus son diamètre s'accroît, et elle empiète toujours davantage sur la gouille, la réduisant peu à peu à une mince tranchée. Son avance est lente, et n'excède pas quelques millimètres par année.

La gouille est effacée quand les deux bords se rejoignent (fig. 24, partie de droite).

Végétation du bas marais [1]

Sur les flancs N.-E. et S.-E. de la tourbière, les prés fumés et fauchés annuellement sont en contact avec le pied du mur de tourbe, compte tenu d'une zone humide de quelques mètres de largeur, difficilement accessible aux machines agricoles.

---

[1] Voir page 376 en ce qui concerne le sens donné à l'expression bas marais.

Canaux	Le long du bord													Dans l'eau	
	Eriophorum vaginatum	*Agrostis canina*	*Salix sp.*	*Calluna vulgaris*	*Anthoxanthum odoratum*	*Festuca rubra*	*Vaccinium uliginosum*	*Carex canescens*	*Carex inflata*	*Molinia coerulea*	*Angelica silvestris*	*Dryopteris austriaca*	*Sphagnum sp.*	*Utricularia vulgaris*	*Algues filamenteuses*
C. 11	●	●		●				●		●	●				●
C. 12		●		●	●	●	●			●		●			●
C. 1a		●		●		●								●	●
C. 1c		●		●	●	●	●	●				●		●	
C. 2	●	●	●	●			●	●				●	●		●
Mare Pochon	●			●			●	●	●				●	●	●

FIG. 26.
Végétation des canaux.

Il y a également quelques champs labourés. Le travail y est rendu pénible par le sol très mou. En dépit du drainage, la terre tourbeuse y est très vite sursaturée. Dans l'un deux, il nous a été donné de contempler l'étonnant spectacle d'abondantes et prospères touffes de joncs poussant parmi l'orge clairsemée, entre les tiges de laquelle pondaient les libellules.

Vers le S.-O., le fossé Pochon limite la lande du même nom. Le fond en est occupé par une végétation dense, où dominent *Carex inflata* et *C. canescens.*

La mare qui occupe le bas de ce fossé (C. 6) présente sur son bord sud une formation botanique assez rare dans le Jura, sous la forme d'une petite tourbière suspendue. Elle est formée de tapis de *Sphagnum recurvum* et *S. teres* soutenus à la surface de l'eau par les rhizomes flottants de *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre*. Nous l'avons décrite précédemment (Matthey, 1962).

Il existe en outre, dans l'encoche Marguet, quelques petites landes qui bordent les canaux périphériques. Elles sont nues ou couvertes de *Polytrichum strictum*, ou d'une végétation mélangée, comprenant des Graminées, *Calluna vulgaris*, *Parnassia palustris*, *Euphrasia rostkoviana*, *Angelica silvestris*, *Epilobium angustifolium*. L'extrême bord des canaux est occupé par *Agrostis canina*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Molinia coerulea*, *Carex canescens*, *Eriophorum angustifolium* et *Calluna vulgaris*.

La figure 26 résume les données concernant la végétation des canaux. Nous incluons la mare Pochon à la liste des canaux périphériques, bien qu'elle soit située sur le haut marais. Elle est en effet artificielle au même titre que les canaux, et présente les mêmes caractéristiques écologiques.

ÉTUDE DE LA FAUNE

MÉTHODOLOGIE

A. DANS LE TERRAIN

Choix des stations

Dans la tourbière du Cachot, il n'y a que des gouilles et des canaux de dimensions restreintes, ce qui est à la fois un avantage et un inconvénient; avantage parce que l'étude des biocénoses ne peut se faire que sur de petites surfaces (RICOU, 1967*a*) et que l'observation s'en trouve ainsi facilitée; inconvénient parce que les prélèvements peuvent modifier la composition faunistique.

Nous avons résolu le problème du choix des stations en les étudiant à peu près toutes, ce qui était rendu possible par leur petit nombre. Nous avons ainsi observé 43 gouilles sur une cinquantaine au total, et 10 canaux sur 16.

Méthodes d'observation

Notre plus grand souci a été d'étudier la faune entomologique des stations sans perturber le milieu par des échantillonnages répétés. Dans nos petits biotopes, de 0,8 m^2 à 50 m^2, l'observateur qui patauge dans les mares, qui écrase les sphaignes des bords et qui procède chaque semaine à des prélèvements massifs devient lui-même le principal facteur écologique, et son travail n'a plus de sens.

Aussi avons-nous remplacé, dans la mesure du possible, les échantillonnages par l'observation de la faune *in situ*. Pour ce faire, nous avons utilisé, outre des jumelles de type courant, une petite lunette à prisme, à courte distance focale, qui nous permettait l'identification des espèces en place.

Ce mode de faire n'étant évidemment pas toujours possible, nous avons également procédé à des captures au moyen de passoires de différents diamètres.

Il nous a fallu une période préliminaire de près d'une année, au cours de laquelle nous nous sommes familiarisé avec la faune et avons dû procéder à de nombreuses prises pour déterminer les insectes et apprendre à les identifier dans le terrain avec quelque sûreté.

La plupart des insectes sont déterminables dans leur milieu, si l'on tient compte, en plus des caractères taxonomiques, du comportement des espèces.

Il y a toutefois certains groupes, tels les Chironomides et les Dolichopodides, qui sont difficiles à identifier par des non-spécialistes, et il est évident qu'il ne faut pas espérer les déterminer sur place (nous les avons considérés en bloc).

Une telle méthode est moins aléatoire qu'il n'y paraît au premier abord, pourvu que deux conditions soient remplies:

— que les séances d'observation soient suffisamment longues;
— qu'elles soient fréquemment répétées.

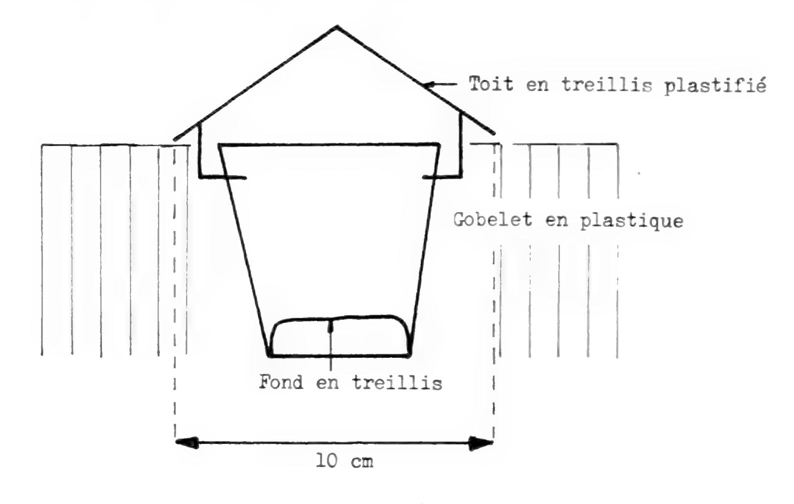


Fig. 27.
Coupe d'un piège-trappe.

En 1969, par exemple, nous avons passé en moyenne 5 jours par semaine dans la tourbière, au cours de la belle saison.

Dénombrement des insectes

Le dénombrement des espèces aériennes, des Odonates, des Tipulides, voire des Chironomides, ne pose pas de problèmes majeurs.

La récolte systématique des exuvies (Odonates), ou le comptage des coques nymphales flottant sur l'eau des stations (Chironomides, Trichoptères), ou encore des coques nymphales recueillies par échantillonnage dans les bords de sphaignes (Tipulides) complète utilement l'observation directe.

Les insectes sus-aquatiques permettent également un comptage assez exact.

Les insectes aquatiques de grande taille se laissent dénombrer relativement facilement lorsqu'ils viennent respirer ou lorsqu'ils se tiennent en surface.

Le comptage des petites espèces *(Hydroporus, Corixidae)* est plus difficile, car elles ne restent jamais visibles longtemps. Leur respiration se fait en de rapides aller et retour entre la surface et le fond. Dans les gouilles et dans les canaux peu profonds, nous avons utilisé un cadre de bois de 5 dm de côté pour délimiter une portion de bassin, qui peut être embrassée d'un seul regard et à l'intérieur de laquelle nous avons observé les déplacements, les apparitions en surface de ces espèces, ce qui nous permettait d'estimer le nombre d'individus d'une manière

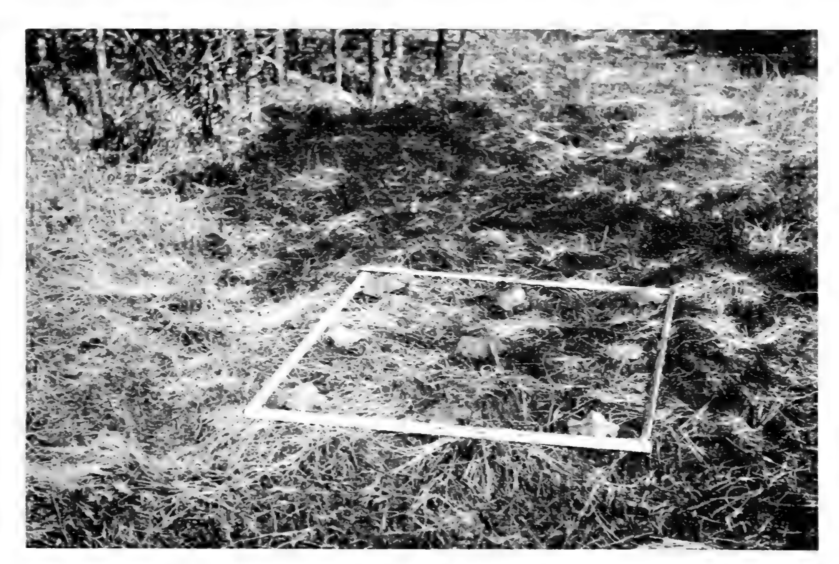


FIG. 28.
Disposition des pièges-trappes sur 1 m^2 de replat.

assez exacte. Il est évident que, dans un travail tel que le nôtre, le fait qu'il y ait 41 *Hydroporus palustris* dans le Canal 2, et que nous en comptions 39 ou 42 n'influence pas nos conclusions quant à cette espèce.

Pour étudier la composition faunistique des boues, nous avons fait des prélèvements à l'aide d'une passoire de 20 cm de diamètre, à mailles fines, sur des surfaces données, mais pas supérieures à 10 dm^2.

C'est également avec cet instrument que nous avons capturé les insectes sous les bords de sphaignes et dans les herbes plongeantes au bord des canaux.

Dans les zones profondes, nous avons utilisé le filet troubleau. Malgré ses innombrables inconvénients, comparables en gros à ceux du filet fauchoir (LAMOTTE, GILLON, RICOU, 1969), son emploi nous paraît néanmoins justifié dans une étude non statistique comme celle-ci.

Nous avons également recherché les larves de certains Hydrophilides et les nymphes de Coléoptères aquatiques dans les tapis de sphaignes, sous les arbres tombés et sous les mottes de tourbe.

En outre, nous avons procédé à l'extraction de la faune des sphaignes au moyen d'un appareil de Tullgren, avec de maigres résultats en ce qui concerne les espèces intéressant notre travail.

Piégeage

Pour compléter nos observations, nous avons utilisé trois formes de pièges, avec des réussites très inégales.

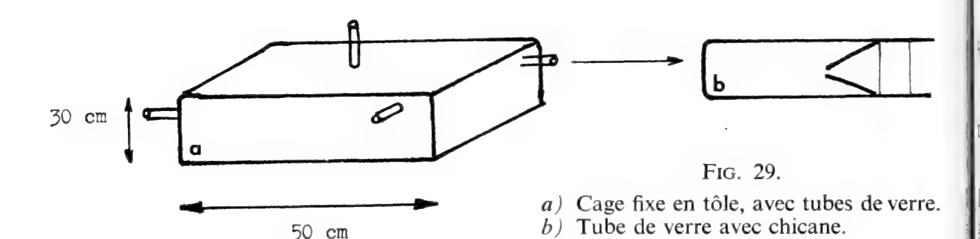


FIG. 29.
a) Cage fixe en tôle, avec tubes de verre.
b) Tube de verre avec chicane.

a) Nous avons installé, sur des surfaces de $1 m^2$, des séries de pièges-trappes enfouis dans les tapis de sphaignes au voisinage des gouilles, ou disposés selon la topographie du terrain (figs. 27 et 28). Ils nous ont permis de capturer les Carabiques et les Aranéides des replats et des bords et, selon l'abondance des captures, de situer les périodes de fortes densités.

b) Nous avons également utilisé des pièges à émergence (ou cage fixes, LAMOTTE, GILLON, RICOU, 1969), construites sur le modèle de celles utilisées par l'équipe du professeur VARLEY, à Oxford (fig. 29). Nous désirions ainsi avoir un aperçu de la quantité de Chironomes ou de Tipules écloses à partir d'une surface de 25 dm^2. Mais l'emploi de tels pièges est à proscrire en terrain humide. La condensation, considérable dans les trappes et dans les tubes, perturbe les récoltes d'insectes fragiles.

c) Nous avons également utilisé des pièges à eau, sous la forme d'assiettes jaunes contenant de l'eau additionnée de quelques gouttes de détersif (LE BERRE et ROTH, 1969). Ces pièges ont été d'un excellent rendement pour la capture des *Dolichopodidae*.

Marquages

Nos essais ont porté essentiellement sur le genre *Gerris*; ils nous ont donné des résultats appréciables. Nous n'avons pas utilisé la méthode de capture-recapture pour estimer les effectifs des populations, puisque le comptage direct nous donnait de bons résultats. De même, le marquage ne nous a pas permis de

noter la dispersion des *Gerris* sur le plan régional, puisque notre étude portait sur la seule tourbière du Cachot. Par contre, nous avons pu en tirer des précisions sur la dispersion à la surface de la tourbière, sur la longévité des insectes, sur l'apparition de la nouvelle génération, ainsi que sur l'hibernation des *Gerris*.

B. Au laboratoire

Le travail au laboratoire a consisté essentiellement:

a) à élever des larves et des imagos pour faire des comptages d'œufs, étudier le mode de nutrition de certaines larves ainsi que leur comportement;

b) à procéder aux déterminations.

Nous avons cité (p. 371) le nom des entomologistes qui ont identifié certains groupes d'insectes en provenance du Cachot.

Nous avons procédé nous-même à la détermination des autres groupes. L'étude systématique des *Chironomidae* et des *Dolichopodidae* devra toutefois être reprise par la suite, car, dans ce travail, nous traitons ces groupes en bloc.

Répartition des espèces dans l'espace

Nous présentons, sous la forme de tableaux, la liste des espèces concernées par ce travail. Aux insectes, il convient d'ajouter les Aranéides, qui comprennent des espèces prédatrices intéressant la faune aquatique.

Seules, les espèces qui habitent les canaux ou les gouilles, ou qui jouent un rôle dans leur économie, ont été retenues.

Les insectes attirés par les Ombellifères du marais abaissé, et qui viennent boire dans les canaux, les Hyménoptères et les Diptères qui butinent les Callunes du haut marais, les guêpes qui viennent prélever des boulettes de tourbe humide dans les stations pour construire leur nid, n'entrent pas dans cette énumération.

Nous avons établi différentes catégories selon la nature des liens entre les espèces et le milieu aquatique. Nous pouvons les énumérer comme suit:

Larves et imagos aquatiques. Exemples: *Notonecta glauca*, *Acilius sulcatus*.

Larves aquatiques, imagos aériens. Exemples: Odonates, Trichoptères.

Espèces vivant à la surface de l'eau, dites sus-aquatiques. Exemples: *Gerris*, *Velia currens*.

Espèces vivant dans les sphaignes des bords des gouilles. Exemple: *Hebrus ruficeps*.

Espèces des zones à *Dolichopodidae* et à Carabiques.

Espèces terrestres prédatrices des insectes aquatiques. Exemples: *Formica rufa*, *Agonum sexpunctatum*.

Espèces de la strate herbacée des gouilles et des replats. Exemples: *Donacia*, Cicadelles.

L'estimation de l'abondance d'une espèce est délicate. Nous avons tenu compte du rappor $\frac{\text{Nombre d'individus observés}}{\text{Surface des stations}}$ dans nos appréciations. Le comptage des espèces aquatiques a été fait au moyen d'un cadre de 25 dm².

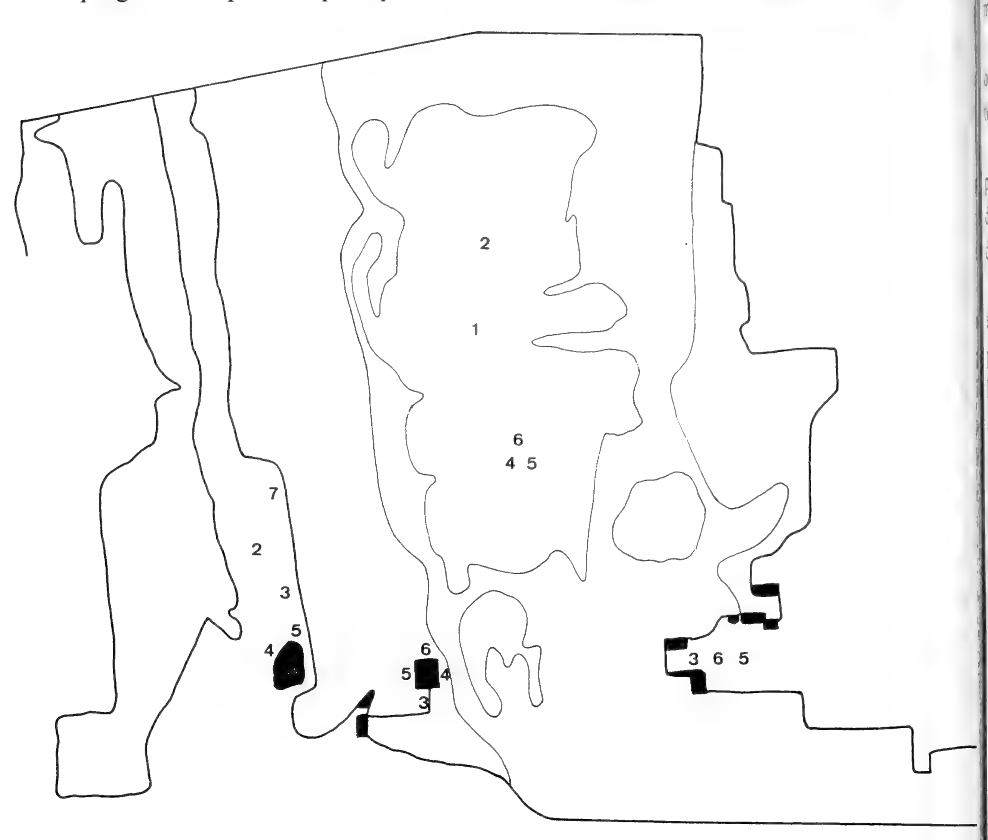


Fig. 30.

Localisation des larves d'Odonates.
1. *Somatochlora arctica ;* 2. *Aeschna juncea ;* 3. *Aeschna cyanea ;* 4. *Leucorrhinia dubia ;* 5. *Sympetrum danae ;* 6. *Libellula quadrimaculata ;* 7. Zygoptères.

Les insectes aériens, les Odonates par exemple, ont été comptés à chacune de nos visites, et l'estimation de leur abondance est tirée de ces chiffres.

Nous avons également tenu compte des exigences écologiques des différentes espèces, de l'espace vital en particulier. Ce terme désigne la surface ou le volume d'eau nécessaire à un individu d'une certaine espèce dans une population stable.

Ainsi, une surface de 1 m² dans la mare Pochon, pour une profondeur de 60 à 100 cm, peut suffire à un adulte de *Notonecta glauca* ou d'*Acilius sulcatus*, ou à 15 têtards de *Rana temporaria*.

Une surface de 25 dm², par une profondeur de 30 cm, suffit à une larve de *Leucorrhinia dubia*, à 3 *Hesperocorixa sahlbergi*, à 6 *Hydroporus palustris*, à 100 larves de Chironomides et à 200 *Crenitis punctatostriata*.

Il faut préciser que ces différentes espèces peuvent se superposer dans le même volume d'eau.

En ce qui concerne la densité des Odonates adultes, il faut tenir compte, outre la surface à disposition, du comportement, nous pourrions dire du « caractère » des différentes espèces.

Libellula quadrimaculata est probablement l'espèce la plus agressive. Elle pourchasse tout Odonate, grand ou petit, qui passe à proximité de l'observatoire d'où elle surveille son terrain de chasse. C'est pourquoi on ne trouve guère plus d'un individu de cette espèce sur une station dont la surface est inférieure à 50 m².

Aeschna cyanea est très peu tolérante vis-à-vis des individus de sa propre espèce ainsi que d'*Aeschna juncea*. Par contre, elle est presque indifférente à la présence des Libellules de tailles moyenne ou petite, sauf en fin de saison, quand la nourriture devient rare et qu'elles constituent des proies. Il y a toutefois une exception à cette règle. Les couples de *Sympetrum danae* sont en effet attaqués régulièrement par *Aeschna cyanea*. On peut avancer l'explication suivante: les individus accouplés de *Sympetrum danea*, par leur position ainsi que par leur teinte générale (souvent des mâles âgés, de couleur foncée, fécondent de jeunes femelles de teinte brun jaune) ressemblent quelque peu à une Aeschne, dont ensemble ils atteignent la taille. Il est possible que *Aeschna cyanea* assimile le couple de *Sympetrum* à un congénère, d'autant plus que *Aeschna juncea* a le même comportement sur le fossé Pochon.

Leucorrhinia dubia, *Sympetrum danae*, par contre, forment des essaims et sont très tolérants entre eux.

Ainsi, sur la mare Pochon, on trouve en général:

1 ou 2 *Aeschna cyanea*;
1 *Libellula quadrimaculata*;
6 *Leucorrhinia dubia*;
10 *Sympetrum danae*;
entre 10 et 20 Zygoptères.

Ces équivalences ne sont évidemment pas obligatoires, mais elles sont basées sur les chiffres moyens de cinq années d'observations.

Les gouilles sont classées en 10 colonnes, numérotées de 1 à 10. Nous nous sommes basés sur la figure 22 pour grouper les stations entre elles. Il faut noter toutefois que nous nous sommes vu obligé de sortir la Station 7 de la colonne 1 pour l'attribuer à la colonne 8. En effet, si elle est apparentée aux stations du groupe 12 par sa composition floristique, elle en diffère considérablement par ses conditions écologiques générales.

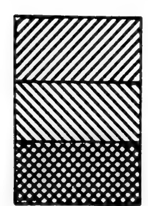
Les colonnes correspondent aux gouilles suivantes (fig. 5):

Colonne 1	Groupe 12	Stations 12, 12a, 12b, 12f, 12g, 13c;
Colonne 2	Groupe 12e	Stations 11e, 12e;
Colonne 3	Groupe 11	Stations 11b, 11d, 12d;
Colonne 4	Groupe 14	Stations 11c, 14, 14a, 14b, 14c, 14d, 15;
Colonne 5	Groupe 13	Stations 13, 13a, 13e;
Colonne 6	Groupe 10	Stations 10, 10b, 10c, 13d, 13f;
Colonne 7	Groupe 10a	Stations 9a, 10a, 12c, 13b;
Colonne 8	Groupe 6	Stations 6, 6b, 7, 7a;
Colonne 9	Groupe 9	Stations 6a, 9;
Colonne 10		Station 5

Nous avons ajouté Station 1, petite station qui n'entre pas dans notre classification, étant donné qu'elle est dépourvue de végétation.

Nous avons isolé la Station 5 (colonne 10), car c'est elle que nous avons observée avec le plus de régularité pendant plusieurs années. Elle constitue en quelque sorte la clé de voûte de nos observations en ce qui concerne les gouilles.

Les hachures placées en tête des tableaux indiquent la situation des stations sur le haut ou le bas marais.



Bas marais

Haut marais

Mare Pochon, canal creusé sur une lande du haut marais

Les signes suivants sont utilisés dans nos tableaux pour marquer la nature des liens entre les insectes et le milieu:

● Larves et imagos aquatiques;
▲ Larves aquatiques, imagos aériens;
★ Espèces vivant à la surface de l'eau, dites sus-aquatiques;
✳ Espèces vivant dans les sphaignes des bords des gouilles;
□ Espèces des zones à *Dolichopodidae* et à Carabiques;
△ Espèces terrestres prédatrices des insectes aquatiques;
F Espèces de la strate herbacée des gouilles et des replats;
— Espèces n'entrant dans aucune de ces catégories.

L'indication d'abondance est fournie par les notations suivantes:

TA Très abondant;
A Abondant;
AA Assez abondant;
P Présent;
R Rare;

	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
COLLEMBOLES																		
Bourletiella insignis (Reuter)	✳														AA	AA	A	
Podura aquatica L.	★✳							P					P	A	TA	A	TA	A
Sminthurides aquaticus (Bourlet)	✳														AA		P	
ÉPHÉMÉROPTÈRES																		
Cloeon dipterum L.	▲																	
Imagos			P		P	P	AA	X							R	R	R	
Larves		P	P		P		A											
Baetis bioculatus L.	▲																	
Imagos			R		R	AA	R	X										
Larves			Ruisseau		du	Fossé	Pochon											
ORTHOPTÈRES TETTIGONIIDAE																		
Metrioptera brachyptera (L.)	F					A		A	P	P	A	P	P	P	P	R	R	

X Accidentel;

⊗ Pontes observées, sans indications d'abondance.

Les quatre premiers degrés d'abondance impliquent que les espèces concernées se reproduisent dans les stations, mais pas les espèces rares ou accidentelles.

Ordre des Collemboles

Famille des *Poduridae*	*Podura aquatica* L.
Famille des *Sminthuridae*	*Bourletiella insignis* (Reuter)
	Sminthurides aquaticus (Bourlet)

Podura aquatica forme des populations importantes sur les grandes gouilles du centre de la tourbière, particulièrement sur les Stations 5, 6b, 6 et 7. Dès la fonte des neiges, on trouve ce Collembole en nombre immense aux alentours des massifs de Carex immergés, sur les objets flottants, à condition que le substrat soit recouvert d'une pellicule d'eau.

Dans les autres stations (groupes 12, 13 et 14), les populations sont plus restreintes, et se confinent dans les sphaignes des bords.

Podura aquatica est nettement moins abondante sur les canaux, probablement parce qu'ils n'offrent guère de refuges pour passer l'hiver, au contraire des gouilles.

Gisin (1943) signale une synusie [1] à *Podura aquatica* et *Sminthurides malmfreni* au bord de l'étang de la Gruyère, synusie qui présente des analogies avec le groupement collembologique que nous avons le plus fréquemment observé au Cachot:

Podura aquatica
Bourletiella insignis
Sminthurides aquaticus

Ces espèces sont accompagnées par *Hebrus ruficeps* et des larves I et II de *Gerris gibbifer*, *G. lateralis*, *G. lacustris* et *G. odontogaster*, tous vivant aux dépens des Collemboles.

Dès la fin du mois de mai, la communauté est complétée par la présence d'une forte population de larves de *Macrosteles sexnotatus*.

La communauté d'espèces des bords de sphaignes occupe également la surface de l'eau au contact du bord, et passe sur la boue quand elle monte en surface (fig. 46).

---

[1] La synusie est l'unité de base dans la classification des botanistes, et elle est adoptée comme telle par Gisin. Pour cet auteur, la synusie occupe l'espace d'un habitat limité. Pour Dice, la synusie est synonyme de microassociation (Dajoz, 1969). Kühnelt (1969) définit la synusie comme une association d'organismes constituant les plus petites unités sociales que l'on rencontre régulièrement dans la nature. Cette définition correspond à notre conception de la synusie, à condition de ne pas prendre le mot social dans un sens restrictif. En fait, nous pensons que la synusie à *Podura aquatica* et *Sminthurides malmfreni* de Gisin *(loc. cit.)* correspond à la communauté d'espèces qui occupe le bord des gouilles dans la Tourbière du Cachot, d'autant plus que Gisin, spécialiste des Collemboles, ne tient compte que de ces Insectes.

Comme le soupçonnait BROCHER (1937), *Podura aquatica* passe l'hiver dans les sphaignes.

GISIN (*in :* ILLIES, 1966) qualifie d'ubiquistes les trois espèces de Collemboles trouvées au Cachot. Elles seraient liées à tous les biotopes d'eau douce.

Ordre des Ephéméroptères

Famille des *Baetidae* — *Cloeon dipterum* L.
Baetis bioculatus L.

Les larves de *Cloeon dipterum* vivent dans les canaux de l'encoche Marguet, dans le canal C. 2 et dans la mare Pochon.

Dès le début de juillet, on trouve quelques imagos isolés sur les murs de tourbe, dans la strate herbacée du haut marais ou morts sur l'eau des canaux.

La présence de *Baetis bioculatus* est liée à celle du petit ruisseau qui draine la partie supérieure du fossé Pochon.

Ordre des Orthoptères

Famille des *Tettigonidae* — *Metrioptera brachyptera* (L.)

Les Orthoptères se rencontrent en grand nombre sur les landes, particulièrement sur la lande Pochon et dans la partie N.-O. du fossé Pochon.

Une seule espèce, *Metrioptera brachyptera*, entre dans le cadre de nos observations et paraît liée aux milieux très humides.

Nous n'avons en effet trouvé les larves et les adultes que sur le *Sphagnetum medii*, particulièrement dans la strate herbacée des gouilles du groupe 14 et plus rarement sur la Station 7a. Quelques exemplaires, isolés, colonisent occasionnellement la végétation des canaux C. 2 et C. 6.

Ordre des Odonates

Sous-ordre des Zygoptères.

Famille des *Calopterygidae*	*Calopteryx splendens* (Harris)
Famille des *Lestidae*	*Lestes sponsa* (Hansem.)
	Lestes viridis (v. d. Lind.)
Famille des *Coenagriidae*	*Coenagrion hastulatum* Charp.
	Coenagrion puella (L.)
	Pyrrhosoma nymphula (Sulzer)

Sous-ordre des Anisoptères.

Famille des *Aeschnidae*	*Aeschna cyanea* (Müller)
	Aeschna grandis (L.)
	Aeschna juncea (L.)
Famille des *Cordulidae*	*Cordulia aenea* (L.)
	Somatochlora arctica (Zett.)

Famille des *Libellulidae*

Libellula depressa L.
Libellula quadrimaculata L.
Leucorrhinia dubia (v. d. Lind.)
Sympetrum danae Sulz.
Sympetrum sanguineum (Müller)
Sympetrum vulgatum L.

Le haut marais, représenté par le *Sphagnetum medii*, et le bas marais, représenté par le Canal C. 6, sont des biotopes très tranchés pour quelques espèces, alors que d'autres Odonates, « caractéristiques » des tourbières au même titre que les précédentes, se développent indifféremment dans les gouilles ou les canaux.

Le *Sphagnetum medii* et les gouilles du haut marais constituent le domaine exclusif de *Somatochlora arctica*. Elle y est abondante (140 exuvies en 1969). On ne trouve pas cette espèce dans les autres milieux.

Le fossé Pochon, le Canal C. 6 représentent le biotope d'élection des Zygoptères. Toutes les espèces y sont très nombreuses, à l'exception de *Calopteryx splendens*, dont les larves se trouvent dans le ruisselet du fossé Pochon.

Les Zygoptères colonisent les canaux de l'encoche Marguet et la mare Pochon, mais ils y sont moins abondants qu'en C. 6. Les larves n'y trouvent pas des conditions de vie aussi favorables.

Les adultes de *Coenagrion hastulatum* et *C. puella* se trouvent également sur le *Sphagnetum medii*. Chaque année, ces deux espèces pondent dans la Station 5, mais nous n'avons jamais observé de larves, ni d'éclosions.

Les larves d'*Aeschna cyanea* font partie de la faune carnassière des canaux profonds (mare Pochon, C. 6, C. 11), tandis que celles de *A. juncea* peuplent surtout le Canal 6. En 1969, pour la première fois, nous avons observé des éclosions de *A. juncea* dans les stations des groupes 13 et 15. Les adultes sont beaucoup plus liés à la tourbière (fossé Pochon et *Sphagnetum medii*) que ceux de *A. cyanea*, qui s'en éloignent de plusieurs kilomètres.

Cordulia aenea est abondante sur le fossé et la mare Pochon, encore que sa population ne soit pas aussi nombreuse que chez les autres espèces. Elle est plus rare sur l'encoche Marguet et sur le haut marais. Nous avons néanmoins enregistré quelques pontes et de rares éclosions dans la Station 5.

Libellula depressa n'est qu'une passante sur les diverses stations. Elle passe d'un canal à l'autre, et traverse la tourbière d'un vol très rapide. Parfois, on la voit foncer à travers les prés, volant assez haut. Les autres espèces la tolèrent difficilement sur les stations. Chaque année pourtant, nous l'avons observée en train de pondre dans les Canaux C. 11, C. 6 et dans la mare Pochon.

Libellula quadrimaculata n'est pas caractéristique d'un biotope particulier. Elle se rencontre sur toutes les stations du haut et du bas marais, comme *Leucorrhinia dubia*. Cette dernière est considérée comme une espèce caractéristique des

tourbières par tous les auteurs: AGUESSE (1968), BUCHHOLZ, *in:* ILLIES (1966), LONGFIELD (1949), DE BEAUMONT (1948), STEINER (1950). SCHIEMENZ (1954) contestant plusieurs points du travail de STEINER, donne *Leucorrhinia dubia* comme une espèce d'eaux acides, en général, et pas seulement de tourbières.

Le plus grand nombre d'éclosions a été observé dans le Canal 6. En 1969, nous y avons recueilli 75 exuvies, contre 14 dans la mare Pochon et 5 seulement sur le haut marais.

Sympetrum danae, comme *Leucorrhinia*, est très abondant sur l'ensemble de la tourbière. Dès le mois d'août, cette espèce forme des essaims nombreux sur le fossé Pochon, et, de là, se répand sur tout le haut marais, y compris la forêt de pins et les landes.

Les pontes ont lieu surtout en C. 6, mais aussi dans toutes les gouilles et tous les canaux qui contiennent de l'eau ou de la boue humide.

Sympetrum vulgatum n'est pas considéré comme une espèce spécialement liée aux tourbières. DE BEAUMONT *(loc. cit.)* la considère comme une espèce commune partout. Elle se maintient en petit nombre sur le fossé Pochon, et, de là, pousse des incursions sur la mare Pochon où elle pond, et dans le *Sphagnetum medii.*

Aeschna grandis et *Sympetrum sanguineum* sont des hôtes de passages, rarement observés, et qui ne se reproduisent pas au Cachot.

Pendant la période de maturation sexuelle qui succède à l'éclosion, et après la période de reproduction, les grands Anisoptères, à l'exclusion de *Somatochlora arctica*, se répandent sur toute la tourbière.

Ordre des Plécoptères

Famille des *Nemouridae* *Nemoura cinerea* Retz.

Le ruisselet qui coule au fond du fossé Pochon est responsable de la présence d'une espèce de Plécoptère dans la tourbière.

Les larves y sont localisées, mais les imagos, peu nombreux, volent sur tout le marais.

On les trouve particulièrement dans les *Carex* du fossé Pochon, mais aussi dans le *Sphagnetum medii* et sur les canaux de l'encoche Marguet.

Ordre des Mégaloptères

Famille des *Sialidae* *Sialis lutaria* L.

Les adultes se rencontrent sur l'ensemble du marais, mais ils sont beaucoup plus fréquents sur le marais abaissé, posés sur les murs de tourbe ou sur les plantes voisines de l'eau.

Les larves font partie de la faune carnassière du fond des grands canaux. On les rencontre en grand nombre en C. 1, C. 11, C. 6 et dans la mare Pochon.

ODONATES ZYGOPTERES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
CALOPTERYGIDAE																		
Calopteryx splendens (Harris)	▲																	
Imagos					P	P									X	X	X	
Larves		Ruisseau du Fossé Pochon																
LESTIDAE																		
Lestes sponsa (Hansem.)	▲																	
Imagos			P	P	R	TA	AA										AA	
Larves			P	P		TA	AA											
Pontes observées			⊗	⊗		⊗	⊗										⊗	
Lestes viridis (v. d. Lind.)	▲					R	R											
COENAGRIIDAE																		
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer)	▲																	
Imagos			AA	P		AA	AA								R		R	
Larves			P			A	P											
Pontes observées			⊗			⊗	⊗											
Coenagrion hastulatum Charp.	▲																	
Imagos			A	AA	AA	TA	TA	P			P	P	P		P	AA	AA	
Larves			P	AA	P	TA	TA											
Pontes observées			⊗	⊗	⊗	⊗	⊗										⊗	
Coenagrion puella (L.)	▲																	
Imagos			A		AA	TA	TA								P	AA	A	
Larves			AA		AA	TA	A											
Pontes observées			⊗		⊗	⊗	⊗									⊗	⊗	

ODONATES ANISOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
AESCHNIDAE																		
Aeschna cyanea (Müller)	▲																	
Imagos		P	AA		P	TA	TA	Chassent sur le haut marais								P		
Larves		P	A	P	P	TA	TA											
Pontes observées			⊗	⊗	⊗	⊗	⊗										⊗	
Aeschna juncea (L.)	▲																	
Imagos						TA	AA	Chassent sur le haut marais.										
Larves						TA	AA	P			A	P						
Pontes observées						⊗	⊗	⊗			⊗	⊗					⊗	
Aeschna grandis (L.)	▲																	
Imagos			De passage sur la tourbière, ne s'y reproduit pas.															
CORDULIDAE																		
Cordulia aenea (L.)	▲																	
Imagos			P			AA	AA										P	
Larves			P			AA	AA										P	
Pontes observées			⊗			⊗	⊗										⊗	
Somatochlora artica (Zett.)	▲																	
Imagos								Très abondante sur le *Sphagnetum medii*.										
Larves								P		P	A	TA	A	P	TA	TA	TA	
Pontes observées								⊗			⊗	⊗	⊗		⊗	⊗	⊗	

ODONATES ANISOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
LIBELLULIDAE																		
Libellula depressa L.	▲																	
Imagos			AA			A	AA										P	
Larves																		
Pontes observées			⊗			⊗	⊗										⊗	
Libellula quadrimaculata L.	▲																	
Imagos			A		P	TA	A	Chassent sur le haut marais.							AA		AA	
Larves			AA			TA	AA								P		P	
Pontes observées			⊗		⊗	⊗	⊗				⊗				⊗		⊗	
Sympetrum danae Sulz.	▲																	
Imagos			TA			TA	A	Très abondant sur l'ensemble du haut marais.										
Larves			TA			TA	AA	AA			AA	P					AA	
Pontes observées			⊗			⊗	⊗	⊗		⊗	⊗	⊗	⊗		⊗	⊗	⊗	
Sympetrum sanguineum (Müller)	▲																	
Imagos		De passage sur la tourbière, ne s'y reproduit pas.																
Sympetrum vulgatum L.	▲																	
Imagos						AA	P								P	P	P	
Larves						P												
Pontes observées						⊗												
Leucorrhinia dubia (v. d. Lind.)	▲																	
Imagos			A		P	TA	TA					AA	AA		A	A	TA	
Larves			AA	AA	P	TA	A					AA					A	
Pontes observées			⊗	⊗	⊗	⊗	⊗					⊗	⊗		⊗	⊗	⊗	

Ordre des Coléoptères

Famille des *Nebriidae* *Notiophilus palustris* Duftsch.

C'est un habitant fréquent, mais clairsemé de la zone à Carabiques.

Famille des *Loroceridae* *Lorocera pilicornis* Fab.

Comme le précédent, cet insecte fréquente les zones à Carabiques du Canal 11 et de la mare Pochon, mais on le trouve plus abondamment sur le haut marais, particulièrement dans les sphaignes des bords des Stations 10, 13 et 14.

Famille des *Cicindelidae* *Cicindela campestris* L.

Elle est abondante sur les landes et pénètre occasionnellement sur le haut marais (St. 5, 7a). Les adultes chassent souvent dans la zone à *Dolichopodidae* de C. 11 ou de la mare Pochon.

Les terriers des larves sont creusés près de C. 11, en arrière de la zone à Carabiques, le long des bords de la mare Pochon et sur les landes, dans les zones dénudées.

Famille des *Scaritidae* *Clivina fossor* L.
Dyschirius globosus Hbst.

Clivina fossor ne se trouve qu'occasionnellement sur le *Sphagnetum medii*. Quant à *Dyschirius globosus*, il est fréquent dans les zones à Carabiques, sur les landes sèches et dénudées, ainsi que dans le *Sphagnetum medii*. Il descend jusqu'à 10 cm dans le tapis de sphaignes, et prospecte le fond des gouilles asséchées.

Famille des *Trechidae* *Peryphus rupestris* L.
Trepanes articulatus Panz.

Ces deux espèces se rencontrent uniquement dans la zone à Carabiques et, avec *Saldula saltatoria*, suffisent à la caractériser du point de vue faunistique.

On les trouve également sur le fond des canaux peu profonds, lors d'assèchements, quand la boue est humide.

Le plus abondant est *Peryphus rupestris*.

Ces insectes vivent partiellement aux dépens des larves de petits Coléoptères aquatiques qui sortent de l'eau pour la nymphose.

Famille des *Pterostichidae* *Agonum sexpunctatum* L.
Agonum viduum Panz.
Amara aulica Panz.
Amara montivaga Sturm.
Argutator diligens Sturm.
Platysma nigrita Fab.
Pterostichus ovoideus Sturm.
Pterostichus vulgaris L.

Les Carabiques du genre *Agonum* sont cantonnés dans le *Sphagnetum medii*, où ils sont très abondants. Ils vivent dans les sphaignes, particulièrement aux alentours des gouilles, où ils peuvent se réunir à plus d'une dizaine autour d'une

	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
PLÉCOPTÈRES																		
Nemoura cinerea Retz.	▲																	
Imagos			R		R	AA	P	R							R	R	R	
Larves		Ruisseau du Fossé Pochon.																
MEGALOPTÈRES																		
Sialis lutaria L.	▲																	
Imagos			A		P	A	A	R				R			R	R	R	
Larves		P	A		AA	A	TA											
COLÉOPTÈRES																		
NEBRIIDAE																		
Notiophilus palustris Duftsch.	□		AA		P		P											
LOROCERIDAE																		
Lorocera pilicornis Fab.	□△		P				AA		Sur les replats du *Sphagnetum medii*.									
CICINDELIDAE																		
Cicindela campestris L.	△	A	P		P	A	A								R		R	

	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
SCARITIDAE																		
Clivina fossor L.	△								Sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
Dyschirius globosus Hbst.	□△		P	P					Sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
TRECHIDAE																		
Peryphus rupestris L.	□		TA		P	P	A											
Trepanes articulatus Panz.	□		A															
PTEROSTICHIDAE																		
Agonum sexpunctatum L.	△								Très abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
Agonum viduum Panz.	□△								Assez abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
Argutator diligens Sturm.	□△		A				A		Assez abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
Europhilus gracilis Gyll.	△								Présent sur les replats du *Sphagnetum medii.*									
Platysma nigrita Fab.	□△		AA			A	AA		Abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*									

proie. Ils traversent les gouilles pleines d'eau en nageotant, et grimpent avec agilité sur les *Carex* et les *Trichophorum*.

Par temps chaud, ils sont très actifs en surface. Par temps froid, ils descendent à l'intérieur du tapis de sphaignes. Dès que l'eau disparaît, ils sont nombreux à prospecter le fond.

On peut trouver *Pterostichus diligens* dans les mêmes conditions, mais au contraire de *Agonum sexpunctatum* et *A. viduum*, il se trouve aussi dans la zone à Carabiques, sur le bord des grands canaux.

Parmi les espèces accidentelles, *Pterostichus ovoideus* et *P. vulgaris* ne montent guère sur le haut marais. Nous les avons souvent capturés sur le bord des canaux (C. 11, C. 12, mare Pochon), mais leur écologie n'est pas liée à la tourbière, surtout pour *P. vulgaris*, largement répandu dans les biotopes les plus variés.

Amara aulica et *A. montavaga* ont aussi une répartition très large, et leur présence dans la zone à Carabique de C. 11 n'est qu'un aspect de leur écologie.

Famille des *Haliplidae*
Neohaliplus lineaticollis Marsh.
Haliplinus ruficollis De Geer.

La présence des Haliplides est liée à celle des algues filamenteuses, qui constituent la nourriture des larves et des adultes. On les trouve donc uniquement dans les stations envahies par les algues où ils peuvent être très abondants (plus de 10 au dm²).

On ne les trouve pas dans les gouilles du haut marais mais, par les journées ensoleillées, on peut les observer, en petit nombre, dans les *Carex* et les *Trichophorum* du *Sphagnetum medii*, où ils font escale au cours d'un vol.

Famille des *Dytiscidae*
Acilius sulcatus L.
Agabus affinis Payk.
Agabus bipustulatus L.
Agabus congener Thunbg.
Agabus nebulosus Forst.
Agabus sturmi Gyll.
Agabus uliginosus L.
Dytiscus marginalis L.
Hydroporus erythrocephalus L.
Hydroporus notatus Sturm
Hydroporus obscurus Sturm.
Hydroporus palustris L.
Hydroporus tristis Payk.
Hygrotus inaequalis Fab.
Ilybius aenescens Thoms.
Ilybius ater Thoms.
Ilybius fuliginosus Fab.

COLÉOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
HALIPLIDAE																		
Neohaliplus lineaticollis Marsh.	●	P	AA	AA	P													
Haliplus ruficollis De Geer.	●	A	TA	A	TA	A	AA				X							
DYTISCIDAE																		
Hydroporinae																		
Hygrotus inaequalis Fab.	●					A												
Hydroporus erythrocephalus L.	●	AA	A	AA	TA	TA	A										AA	P
Hydroporus notatus Sturm	●		A		AA										AA	AA	AA	
Hydroporus obscurus Sturm	●	P	P			P					AA	AA	P	P	TA	A	A	AA
Hydroporus palustris L.	●	A	TA	A	TA	A	A										A	
Hydroporus tristis Payk.	●		P		TA	P					P	P		P	A	A	TA	AA
Colymbetinae																		
Agabus affinis Payk.	●					A					AA					P	AA	R
Agabus bipustulatus L.	●	P	AA		A	P	A					P				AA	AA	P
Agabus congener Thunbg.	●	P	P		AA	P	A				P				A	A	A	P
Agabus nebulosus Forst.	●				P													
Agabus sturmi Gyll.	●	P	TA	AA	TA	P	A											
Agabus uliginosus L.	●	P	P		P		P											
Ilybius aenescens Thoms.	●		AA	P	A		P								P	P	A	R
Ilybius ater De Geer	●		AA		AA	P	AA									R	R	
Ilybius fuliginosus Fab.	●	P	A	P	TA	AA	AA									R	R	
Dytiscinae																		
Acilius sulcatus L.	●	R	A	R	P	AA	TA										X	
Dytiscus marginalis L.	●		P		P	P	AA											
GYRINIDAE																		
Gyrinus minutus Fab.	●						P											
Gyrinus natator L.	●	P	AA		P		AA											

Les Dytiscides et les Hydrophilides forment une part importante de la communauté des gouilles.

Les premiers forment des populations plus réduites, mais constantes. Les larves d'*Hydroporinae* vivent surtout aux dépens des Crustacés et se trouvent en assez grand nombre dans les algues filamenteuses, dans les sphaignes immergées et dans la boue des gouilles.

Hydroporus palustris est le plus abondant du genre dans les canaux. Dans la Station 5, on le trouve aussi en grand nombre, mais les individus sont plus foncés, les taches claires des élytres étant partiellement obscurcies ou atténuées.

Il n'y a pas à proprement parler d'espèces confinées sur le haut marais. On peut signaler toutefois *Agabus congener* et *Hydroporus notatus*, *H. obscurus* et *H. tristis*, qui se trouvent surtout dans les gouilles, mais aussi dans les canaux peu profonds (C. 2) où ils trouvent des conditions écologiques assez semblables.

En cas de sécheresse, ces insectes s'enfoncent dans le fond, et ressortent quand l'eau est revenue.

Les grandes espèces, *Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Ilybius fuliginosus*, se trouvent dans les plus grands canaux où l'espace vital et la nourriture sont suffisants (p. 468). Les larves d'*Acilius sulcatus* sont en général nombreuses dans les canaux de type mixte, tandis que les larves de *Dytiscus marginalis* ne se trouvent de façon régulière que dans la mare Pochon et dans le Canal C. 11.

Agabus sturmi et *A. uliginosus* se trouvent uniquement dans les canaux périphériques et dans la mare Pochon, où ils sont très abondants. Bien que les Dytiscides se déplacent très volontiers, nous n'avons jamais trouvé ces espèces sur le haut marais.

Famille des *Gyrinidae* — *Gyrinus minutus* Fab.
Gyrinus natator L.

Ces Coléoptères fréquentent uniquement les grands canaux dont la surface est libre. Nous les avons observés sur la mare Pochon et les Canaux C. 1c et C. 11.

Les essaims de Gyrins sont rares, le maximum observé est néanmoins de 17.[1] En général, on observe des groupes de deux ou trois individus par station.

Famille des *Staphylinidae* — *Hemistenus pallitarsis* Steph.
Hemistenus pubescens Steph.

Les *Staphylinidae* ne sont pas des insectes aquatiques. *Hemistenus*, toutefois, semble lié aux milieux très humides de la tourbière. Les deux espèces sont abondantes dans les canaux périphériques envahis par les *Carex* (C. 6 en particulier), mais on les rencontre aussi parfois sur les gouilles du haut marais. Elles sont exceptionnelles dans les zones à Carabiques et dans les sphaignes.

---

[1] Insectes rassemblés sur le même canal.

De nombreux autres *Staphylinidae* se rencontrent sur la tourbière, mais ils n'ont aucun lien avec le milieu aquatique, si ce n'est qu'ils servent parfois de nourriture aux *Gerris*.

Famille des *Hydrophilidae*

Anacaena limbata Fab.
Crenitis punctatostriata Letzn.
Helochares lividus Forst.
Helophorus aquaticus L.
Helophorus flavipes Fab.
Hydrobius fuscipes L.
Laccobius alutaceus Thoms.
Limnebius truncatellus Thunbg.
Enochrus quadripunctatus Hbst
et sa var. *fuscipennis* Thoms.
Enochrus ochropterus Marsh.
Enochrus affinis Thunb.

Anacaena limbata vit essentiellement dans les sphaignes du bord des gouilles et dans la zone peu profonde des canaux, dans les feuilles de Cypéracées et de Graminées tombées depuis le bord (p. 472).

La présence de *Crenitis punctatostriata* a été signalée en Suisse pour la première fois par LINDER (1946). Puis MONARD (1947) a retrouvé cette espèce à La Brévine, aux Saignolis, au bois des Lattes et à l'étang de Gruyère, dans les fossés d'ancienne exploitation, alors qu'au Cachot, c'est plutôt un insecte de haute tourbière qui se replie sur les canaux en cas de sécheresse.

D'après BERTRAND (1954), cette espèce n'appartient pas à la faune française. En réalité, il serait étonnant que *Crenitis*, qui habite uniquement les marais tourbeux, soit absent des tourbières du Jura français.

Une autre espèce, non signalée par STIERLIN (1900) a été trouvée par MONARD au Basset sur Pouillerel: *Helophorus flavipes* (=*viridicollis*). Sans être fréquent, cet insecte se trouve au Cachot, dans les canaux périphériques et les grandes gouilles.

Sur la tourbière, *Crenitis* forme des populations considérables. Sa densité, dans les milieux très favorables, atteint 50 insectes au dm^2. En cas de sécheresse, une partie de la population émigre dans les canaux, une autre partie s'enfouit dans le fond des gouilles sèches où ils s'engourdissent (ils descendent jusqu'à 10 cm de profondeur), mais une fraction importante périt auparavant, engluée dans la boue dense ou sous l'action des prédateurs, principalement *Formica rufa*. Si la sécheresse n'est pas de trop longue durée, les *Crenitis* enfouis dans le fond ressortent quand l'eau revient dans les gouilles.

Si *Crenitis* et *Anacaena* forment des populations nombreuses, la plupart des Hydrophilides se rencontrent isolément ou en petit nombre. *Enochrus quadri-*

COLÉOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
STAPHYLINIDAE																		
Hemistenus pallitarsis Steph.	△					A		Présent sur le *Sphagnetum medii*, parfois sur les gouilles.										
Hemistenus pubescens Steph.	△					AA												
CHRYSOMELIDAE																		
Donacia bicolor Zschach.	F					A												
Donacia thalassina Germ.	F					AA												
Lochmaea caprea L.	F							Imagos abondants dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii.*										
Plateumaris rustica Kunze	F							Imagos abondants dans la strate herbacée sur les gouilles.										
BYRRHIDAE																		
Byrrhus pilula L.	—	P	AA	AA	P													
Cytilus sericeus Forst.	—														P	P	P	
CYPHONIDAE																		
Cyphon variabilis Thunbg.																		
Imagos	F				A	TA		Abondants dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii.*										
Larves	●				A	A		A			A	A	AA	P		AA	AA	
HYDROPHILIDAE																		
Anacaena limbata Fab.	●✳	AA	A	A	TA	AA	AA	A	P	P	A	A	P	AA	AA	A	A	P
Crenitis punctatostriata Letzn.	●	P	A	AA	A	P	P	AA	P	P	AA	P	P	AA	A	AA	A	TA
Helochares lividus Forst.	●✳							AA		P	AA	AA	P	AA	AA	A	A	
Helophorus aquaticus L.	●		A	AA	AA	P					P	P					P	
Helophorus flavipes Fab.	●		A	AA	AA	P		P			P	P					P	
Hydrobius fuscipes L.	●		AA	P	A	A	P						R					
Laccobius alutaceus Thoms.	●		AA	AA	AA	P	AA											
Limnebius truncatellus Thunbg.	●					P												
Enochrus ochropterus Marsh.	●		AA			AA											AA	
Enochrus quadripunctatus Hbst. et *var. fuscipennis* Thoms.	●		P	P	P	P	P	P			AA	P	P	AA	AA	A	TA	P

punctatus se rencontre en assez grand nombre, à l'époque de la reproduction seulement, dans les gouilles contenant des sphaignes flottantes *(Sphagnum cuspidatum)*, c'est-à-dire dans les Stations 5 et 6a.

Nous n'avons trouvé *Limnebius truncatellus* que dans les algues du Canal C. 6, en très petit nombre.

Par contre, *Hydrobius fuscipes*, *Helophorus aquaticus* et *flavipes* se rencontrent dans presque tous les canaux et dans les grandes gouilles du centre de la tourbière.

Helochares lividus est une espèce du haut marais, de même que les espèces du genre *Enochrus*, mais ces dernières, qui migrent volontiers, se trouvent aussi dans les canaux.

La Station 5 est un milieu très favorable aux Hydrophilides, puisque sur 11 espèces trouvées au Cachot, 8 se trouvent régulièrement dans cette grande gouille.

Dès le mois d'août, la boue des gouilles contient une grande quantité de cadavres d'Hydrophilides.

Famille des *Helodidae* *Cyphon variabilis* Thunbg.

Cette espèce est abondamment représentée sur le haut marais et les canaux à Cypéracées. Nous l'avons trouvée sur toutes les gouilles, dans la strate herbacée.

Les larves sont très abondantes dans la boue du fond des gouilles et dans les sphaignes des bords, dans les Stations 12 et 14. Nous en avons même trouvé quelques exemplaires dans des fourreaux habités de *Neuronia ruficrus*.

Famille des *Byrrhidae* *Byrrhus pilula* L.
Cytilus sericeus Forst.

On trouve souvent *Byrrhus pilula* flottant sur l'eau des canaux. Les larves, qui vivent dans les tapis de *Polytrichum strictum* humides, effectuent leur nymphose sous les mottes de tourbe qui jonchent les landes ou dans le fond des canaux peu profonds, quand ils sont à sec. Il est probable que les adultes tombent dans les canaux du haut des murs de tourbe ou qu'ils sont surpris par le retour des eaux.

Reitter (1909) inclut *Cytilus sericeus* dans la liste des Coléoptères aquatiques. Cette espèce se trouve souvent dans les Stations 5 et 7a. Les larves vivent dans les sphaignes, dans les touffes de *Trichophorum caespitosum*, au voisinage des gouilles sus-mentionnées.

Famille des *Chrysomelidae* *Donacia bicolor* Zschach.
Donacia thalassina Germ.
Plateumaris rustica Kunz.
Lochmaea capreae L.

Donacia bicolor et *D. thalassina* sont localisées dans le Canal C. 6 et dans le fossé Pochon. Elles sont abondantes sur les *Carex*. Ces deux espèces ne montent

qu'exceptionnellement sur le haut marais, où l'on trouve uniquement *Plateumaris rustica*.

La ségrégation de ces espèces est curieuse, puisqu'elles vivent toutes sur *Carex inflata* et *C. filiformis*, également abondant sur le haut et le bas marais.

Leloup et Jacquemard (1963) attribuent *Lochmaea caprea* à la faune de la bruyère et des Vacciniées, ce qui correspond à nos observations, sous réserve que *Calluna vulgaris* remplace la bruyère *(Erica)* au Cachot. Cette espèce entre néanmoins dans le cadre de nos observations par son apport à la nutrition de la faune aquatique et sus-aquatique des gouilles.

Ordre des Trichoptères

Famille des *Phryganidae*	*Neuronia ruficrus* Scop.
	Neuronia clathrata Kolen.
Famille des *Limnophilidae*	*Asynarchus coenosus* Curt.
	Limnophilus lunatus Curt.
	Limnophilus rhombicus L.

C'est dans le Canal 6 que les larves de *Neuronia ruficrus* sont particulièrement abondantes. Mais cette espèce forme des populations nombreuses dans les canaux peu profonds (C. 2) ou mixtes (C. 11 et mare Pochon). Les larves chassent surtout le long des bords, où les herbes immergées leur offrent un support. Nous avons également noté de rares éclosions sur le haut marais (St. 5 et 12a).

Elles ne supportent pas l'asséchement, contrairement aux larves d'*Asynarchus*, qui sont présentes dans la plupart des gouilles et qui s'enfoncent dans le fond ou dans les bords en cas de sécheresse. C'est là aussi qu'elles hivernent.

Les adultes des deux espèces se répandent sur l'ensemble de la tourbière. Ils se camouflent souvent entre les aiguilles des rameaux de pins. Pendant la journée, *Neuronia* est nettement plus active que *Asynarchus*. C'est à la lampe UV, la nuit, que nous avons capturé la majorité des imagos de cette dernière espèce.

Les larves de *Limnophilus rhombicus* vivent uniquement dans les grands canaux. Les adultes sont disséminés sur la tourbière.

Il faut encore signaler *Limnophilus lunatus*, en très petit nombre, et dont nous n'avons pas trouvé de larves.

Il nous est possible de conclure avec Harnisch (1926, 1929) que la tourbière est un milieu pauvre en espèces en ce qui concerne le nombre d'espèces de Trichoptères, et relever avec lui l'abondance de *Neuronia ruficrus*.

Ordre des Diptères

Sous-ordre des Nématocères

Famille des *Tipulidae*	*Dolichopeza albipes* Stroem.
	Idioptera fasciata L.

TRICHOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
PHRYGANEIDAE																		
Neuronia ruficrus Scop.	▲																	
Imagos		Répandus sur toute la tourbière.																
Larves		P	A	P	A	TA	A	P									P	
Neuronia clathrata Kolen.	▲	Ici et là dans le *Sphagnetum medii.*																
LIMNOPHILIDAE																		
Asynarchus coenosus Curt.	▲																	
Imagos		Répandus sur toute la tou:rbière.																
Larves		P	AA	P	AA						P	P	P		P	P	AA	A
Limnophilus rhombicus L.	▲																	
Imagos		Disséminés aux alentours dɜs canaux.																
Larves		P	P			AA												
Limnophilus lunatus Curt.	▲																	
Imagos		D:sséminés sur la lande **et** le fossé Pochon.																

	Prionocera (Stygeropis) turcica Fab.
	Tipula paludosa Meig.
	Tipula melanoceros Schummel.
	Tipula varipennis Meig.
Famille des *Bibionidae*	
Famille des *Chironomidae*	
Famille des *Culicidae*	
Sous-famille des *Chaoborinae*	*Chaoborus (Corethra) crystallinus* Degeer
Sous-famille des *Aedinae*	*Aedes (Ochlerotatus) communis* Degeer
Sous-famille des *Culicinae*	*Culex pipiens* L.
Sous-ordre des Brachycères	
Famille des *Rhagionidae*	
Famille des *Tabanidae*	*Chrysozona pluvialis* L.
Famille des *Asilidae*	
Famille des *Empididae*	*Hilara* sp.
Famille des *Dolichopodidae*	*Hydrophorus albiceps* (Frey)
	Hydrophorus nebulosus Fall.
Famille des *Syrphidae*	*Eristalis arbustorum* L.
	Helophilus trivittatus F.
	Sericomyia borealis Fall.
Famille des *Sepsidae*	
Famille des *Ephydridae*	
Famille des *Scatophagidae*	

Les Chironomides et les Culicides sont les seules familles étroitement liées à l'eau.

Les larves de Chironomides sont très nombreuses dans les radeaux d'algues filamenteuses et dans les boues riches en Desmidiées. Elles y construisent de vagues fourreaux flottants sous la forme d'agglomérats de fragments d'algues et de feuilles de sphaignes. Ces fourreaux constituent à eux seuls des microbiotopes riches en Rotateurs, en Protozoaires, en Diatomées et en Desmidiées. Dans les gouilles, ils suivent le mouvement des boues. Dans les canaux, ils sont localisés le long des bords, parmi les feuilles mortes (fig. 37).

Dans les stations peu profondes, d'autres larves construisent des tubes verticaux avec des granules de boue tourbeuse. Le fond peut en être couvert.

Enfin, il existe des larves libres qui vivent sur le fond ou le long des bords.

Les larves sont très abondantes dans tous les types de stations. Elles constituent le principal apport alimentaire pour la faune carnassière des gouilles et des canaux peu profonds.

Parmi les Culicides, les larves de *Chaoborus crystallinus* vivent en pleine eau dans les canaux profonds (Canal 1c) ou mixtes (mare Pochon).

Les larves de *Aedes communis* peuvent être très abondantes dans les gouilles, si les conditions ont été favorables au moment de la ponte (boue en surface, ou absence d'eau avec fond humide). On les trouve chaque année en nombre considérable, dans les canaux temporaires (Canal 1e). Elles sont à la merci de l'assèchement des stations ou de la montée des boues dans les gouilles.

Les crevasses d'affaissement abritent également des populations plus clairsemées de larves de *A. communis*, qui se développent lentement dans ces milieux froids (éclosion en août).

Pour les larves de Tipulides, le milieu aquatique s'étend aux replats (fig. 21). On les trouve essentiellement dans le *Sphagnetum medii*, dans les stations peu profondes, dans le bord des gouilles, dans les replats *(Sphagnetum medii sphagnetosum recurvi)* et même dans les grandes buttes surbaissées du *Sphagnetum medii typicum*.

Les adultes se rencontrent en grand nombre sur l'ensemble de la tourbière.

Les pontes de Tabanides sont fixées sur des feuilles de *Carex* au-dessus de l'eau. A l'éclosion, les jeunes larves tombent dans l'eau. Elles passent ensuite dans les replats, mais les larves âgées peuvent revenir dans l'eau libre des gouilles peu avant l'éclosion des adultes. Ceux-ci sont répartis sur l'ensemble de la tourbière, dans les strates herbacée, arbustive et arborescente.

Durant l'été, les Syrphides adultes sont très abondants sur les landes et sur le *Sphagnetum medii*, ainsi que sur les ombelles d'angélique, plante qui croît sur le pourtour des landes.

Mais trois espèces seulement sont liées au milieu aquatique de la tourbière. Nous avons observé la ponte de *Sericomyia borealis* sur le bord des gouilles. *Eristalis arbustorum* et *Helophilus trivittatus* sont abondants aux alentours des stations. Nous avons trouvé les larves de la première espèce dans un canal encombré de planches à demi-pourries. Nous avons capturé des exemplaires de *H. trivittatus* fraîchement éclos (encore mous) sur les *Carex* des replats et même de la Station 5. Mais nous n'avons pas trouvé les larves.

Le nom des *Dolichopodidae* reviendra fréquemment dans la suite de ce travail. Nous considérerons la famille en bloc, comme nous l'avons fait pour les Chironomides.

Cependant, deux espèces doivent être citées, à cause de leur comportement particulier. *Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus* sont les seuls *Dolichopodidae* de la tourbière à être franchement liés à l'eau. Les deux espèces appartiennent à la faune sus-aquatique. Sur les Stations 6, 6b, 7 et 7a, on les trouve en compagnie des *Ephydridae*, qui ont à peu près les mêmes mœurs, au printemps et en automne surtout. Sur la Station 5, ils occupent la surface avec les *Gerris* et les *Ephydridae*. Sur les autres gouilles, leur présence est plus irrégulière et on ne les trouve pas sur les canaux. Leurs populations ne sont jamais très denses (maximum 15 *Hydrophorus* pour 50 m^2).

Les autres *Dolichopodidae* ont des habitudes différentes. Lorsque le temps est beau, ils occupent la zone à *Dolichopodidae* sur le bord des canaux (fig. 45). Ils apparaissent sur les gouilles quand la boue est en surface. Mais, quand le temps est couvert et froid, les *Dolichopodidae* se réfugient dans la strate arbustive du *Sphagno-Mugetum* et désertent le bord des canaux.

Nous n'avons trouvé ni larves, ni nymphes.

Les *Empididae* sont aussi abondants sur la tourbière. Parmi eux, *Hilara* sp. se trouve parfois en grand nombre sur les canaux, volant juste au-dessus de l'eau et attaquant Moustiques et Chironomes.

Plusieurs espèces prédatrices (appartenant aux *Rhagionidae*, aux *Asilidae* et aux *Scatophagidae*) ne sont pas liées au milieu aquatique, mais elles fréquentent régulièrement gouilles et canaux pour y chasser. *Scatophaga stercoraria* en est un bon exemple. Elle peut former des vols nombreux sur les canaux de l'encoche Marguet au moment de la fumure des champs (vol de 50 individus sur les Canaux 1a et 1c). Mais le plus souvent, elle chasse isolément sur les stations du haut marais.

Enfin, certains Diptères non aquatiques se trouvent parfois en quantités considérables dans la strate herbacée au-dessus des gouilles et du fossé Pochon et constituent un apport alimentaire non négligeable pour la faune sus-aquatique. Il faut mentionner en particulier les *Sepsidae*, très abondants au printemps et à la fin de l'été dans le *Sphagnetum medii.*

Il faut souligner que l'inventaire que nous avons dressé des Diptères ne comprend que les espèces les plus courantes.

Ordre des Hyménoptères

Famille des *Formicidae*

Sous-famille des *Myrmicinae*	*Myrmica ruginodis* Nyl.
	Myrmica scabrinodis Nyl.
	Leptothorax acervorum Fab.
Sous-famille des *Formicinae*	*Formica lemani* Bondr.
	Formica picea Nyl. (=*F. transcaucasica* Nasonov)
	Formica rufa L.
	Formica truncorum Fab.
	Camponotus herculeanus L.

La composition de la faune myrmécologique de la tourbière comprend trois espèces associées au milieu humide, soit *Myrmica ruginogis, M. scabrinodis* et *Formica picea.*

Leurs nids sont construits dans les sphaignes, entre la surface et la nappe phréatique, à l'intérieur de la plupart des grandes buttes surbaissées du *Sphagnetum medii typicum.* On trouve fréquemment des petits dépôts de matière pulvéru-

DIPTÈRES NÉMATOCÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
TIPULIDAE																		
Dolichopeza albipes Stroem.	—	P					AA											
Idioptera fasciata L.	⁎ ▲					A		}	Larves dans les replats et dans les stations des colonnes 4, 7, 8, 9 et 10. Imagos répandus sur les landes et sur le *Sphagnetum medii*.									
Prionocera turcica Fab.	⁎ ▲					A												
Tipula paludosa Meig.	⁎ ▲					A												
Tipula melanoceros Sch.	⁎ ▲																	
Tipula varipennis Meig.	⁎ ▲																	
BIBIONIDAE	F—								Lisières et îlots de *Sphagno-Mugetum*, strate herbacée.									
CHIRONOMIDAE	▲	Larves très abondantes dans la plupart des stations. Imagos sur l'ensemble du haut marais.																
CULICIDAE																		
Chaoborus crystallinus Deg.	▲																	
Imagos		A	AA	AA			A		Occasionnels sur le haut marais									
Larves		A	AA				A											
Aedes communis Deg.	▲																	
Imagos		Endroits ombragés sur l'ensemble de la tourbière.																
Larves		TA		AA				P			P			AA		P	AA	TA
RHAGIONIDAE	F—							Strate herbacée, arbustive et arborescente du haut marais.										
TABANIDAE																		
Chrysozona pluvialis L.	▲ ⁎																	
Imagos								Strates herbacée, arbustive et arborescente du haut marais.										
Larves								Gouilles et replats.										

DIPTÈRES NÉMATOCÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
ASILIDAE	F—																	
EMPIDIDAE	F—							Strates herbacée, arbustive, mais surtout arborescente du haut marais,										
Hilara sp.	F	Vols au-dessus des canaux.																
DOLICHOPODIDAE	□	Zone à *Dolichopodidae*.						Boue sur les gouilles. Strates herbacée et arbustive.										
Hydrophorus albiceps (Frey)	★							P			P	P	P	P	A	AA	A	P
Hydrophorus nebulosus (Fall.)	★														A	P	AA	P
SYRPHIDAE																		
Eristalis arbustorum L.	▲	Larves dans canaux encombrés. Imagos sur l'ensemble de la tourbière.																
Helophilus trivittatus Fab.	▲							Larves dans les replats. Imagos sur l'ensemble de la tourbière.										
Sericomyia borealis Fall.	▲							Imagos sur l'ensemble du *Sphagnetum medii*.										
SEPSIDAE	F			Strates herbacée et arbustive sur l'ensemble de la tourbière.														
ÉPHYDRIDAE	★							P		P	P	P	P	AA	A	AA	A	A
SCATOPHAGIDAE	F—			Strates herbacée, arbustive et arborescente sur l'ensemble de la tourbière.														

ente près des entrées, qui peuvent même prendre l'allure de petits tubes, comme nous l'avons observé dans la tourbière de Pré-Rodet (Vaud).

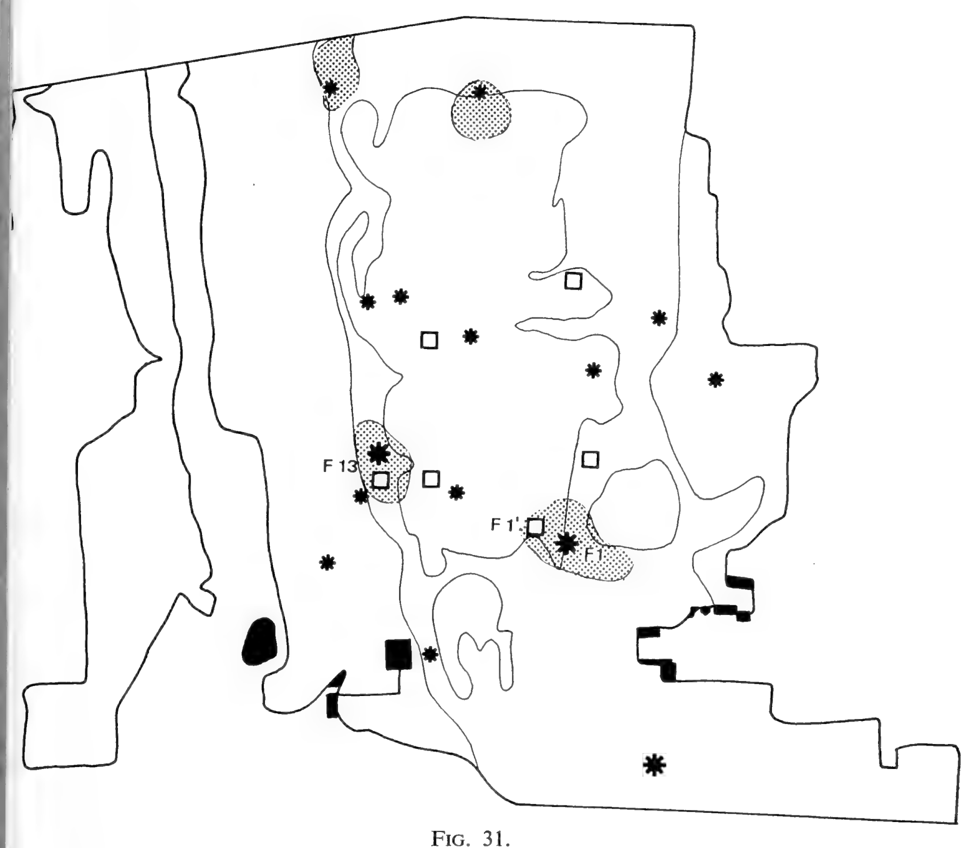


FIG. 31.
Localisation des fourmilières de *Formica rufa*.

✱	Grandes colonies.
✱	Petites colonies.
□	Dômes abandonnés.
F 1'	Ancien emplacement de F1.
░	Territoire de chasse des différentes colonies.

GASPAR (1966), LELOUP et JACQUEMARD (1963) rapportent également la présence de ces trois espèces dans les tourbières à sphaignes des Hautes Fagnes.

Nous avons aussi trouvé *Leptothorax acervorum* sur l'ensemble du haut et du bas marais. Cette espèce semble s'adapter aux conditions les plus diverses.

Camponotus herculeanus creuse des nids dans les troncs renversés, et contribue pour une bonne part à leur destruction. Depuis cinq ans, nous vérifions la sur-

vivance d'un nid dans une petite souche de pin recouverte par les sphaignes. Les ouvrières se trouvent souvent, mais isolément, sur le fond des gouilles asséchées.

L'originalité du peuplement myrmécologique de la tourbière du Cachot tient à la présence de dômes de *Formica rufa* dans le *Sphagnetum medii.*

En 1968 et 1969, nous avons établi une liste de 19 nids appartenant à cette espèce, dont 12 intéressent directement les stations, parce que leurs habitants viennent chasser aux alentours ou dans le fond des gouilles.

Formica rufa est un des principaux prédateurs dans le *Sphagno-Mugetum,* dans le *Sphagnetum medii* et dans les gouilles en cas d'assèchement. Nous avons vu ses ouvrières transporter pratiquement toutes les espèces d'insectes et d'araignées du haut marais, à l'exception de *Dolomedes fimbriatus,* mais y compris des libellules handicapées par des éclosions incomplètes ou manquées.

Les dômes sont rarement établis à même les sphaignes. Dans ce cas (F. 11, F. 12 et F. 14), ils ne prennent pas l'ampleur des nids construits sur sol plus ferme et plus sec et ils résistent moins bien aux froids automnaux ou hivernaux. Des trois nids que nous venons de citer, deux (F. 11 et F. 14) ont péri au cours de l'hiver 1968-69, après un et deux ans d'existence (fig. 31).

Les nids prospères sont établis dans les îlots de *Sphagno-Mugetum,* ou à la limite entre la forêt de pins et le *Sphagnetum medii.*

Jusqu'en 1964, en période plutôt sèche, la fourmilière F. 1 était établie au pied d'un pin isolé dans un replat à sphaignes. Au début de 1965, année très humide, ce nid était fréquemment inondé. Il a été abandonné par ses habitants qui ont migré massivement en juin, transportant larves et nymphes dans une petite fourmilière abandonnée (de la même espèce), située en lisière du *Sphagno-Mugetum,* à vingt mètres de l'ancien emplacement. Le dôme a été agrandi avec les matériaux prélevés sur l'ancien nid.

Depuis 1965, F. 1 est une colonie prospère et ne cesse de s'agrandir.

Nous avons observé le même phénomène en F. 13, à la suite de la destruction partielle du dôme par un pic vert.

Formica truncorum et *F. lemani* construisent des nids sur les landes sèches, soit sous des souches ou des planches, en profondeur, soit au sommet des talus de tourbe qui bordent la lande Pochon vers le S.-O. Bernard (1968) indique que *Formica lemani* évite les tourbières.

Au moment des vols nuptiaux, toutes les espèces, mais particulièrement *Myrmica,* s'abattent en grand nombre sur les stations et s'y noient, assurant ainsi un apport notable de nourriture aux prédateurs aquatiques et sus-aquatiques.

Ordre des Hétéroptères

Sous-ordre des *Hydrocorises*

Famille des *Corixidae*	*Hesperocorixa sahlbergi* (Fieb.)
	Sigara nigrolineata (Fieb.)

HYMENOPTERES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
FORMICIDAE																		
Myrmicinae																		
Leptothorax acervorum Fab.	△	P	P					Assez abondant sur l'ensemble du haut marais.										
Myrmica ruginodis Nyl.	△							Très abondante sur l'ensemble du *Sphagnetum medii*.										
Myrmica scabrinodis Nyl.	△	P	P	P	AA		AA	Abondante sur l'ensemble du haut marais.										
Formicinae																		
Formica lemani Bondr.	—	P	P												AA			
Formica picea Nyl.	△							Très abondante sur l'ensemble du *Sphagnetum medii*.										
Formica rufa L.	△						AA			P	AA		A		P	TA	A	
Formica truncorum Fab.	△	P	P			P	P											
Camponotus herculeanus L.	△	P					P									P	P	P

Famille des *Notonectidae*	*Notonecta glauca glauca* L.
Sous-ordre des *Géocorises*	
Famille des *Saldidae*	*Saldula saltatoria* (L.)
Famille des *Gerridae*	*Gerris (Aquarius) paludum* Fab.
	Gerris (Limnoporus) rufoscutellatus (Latr.)
	Gerris gibbifer Schumm.
	Gerris lacustris (L.)
	Gerris lateralis Schumm.
	Gerris odontogaster (Zett.)
	Gerris thoracicus (Thoms.)
Famille des *Veliidae*	*Velia currens* (Fab.)
Famille des *Hebridae*	*Hebrus ruficeps* (Thoms.)
Famille des *Hydrometridae*	*Hydrometra gracilenta* Horvath.

Dans la suite de ce travail, nous reviendrons à plusieurs reprises sur les exigences écologiques des Hydrocorises, aussi nous bornerons-nous à signaler qu'elles sont accidentelles sur le haut marais, et abondantes dans les canaux. Les *Corixidae* occupent les canaux peu profonds, tandis que *Notonecta* est cantonnée dans les canaux mixtes, occupés par les têtards de grenouille rousse.

Saldula saltatoria est liée à la zone humide qui borde les canaux, au même titre que *Peryphus rupestris* et *Trepanes articulatus.* On la trouve aussi sur le fond humide des grandes gouilles, particulièrement dans les Stations 5 et 7, ainsi que sur le *Sphagnetum medii* saturé au printemps.

Très vives, les *Saldula* s'envolent facilement quand il fait chaud. Quand le temps est humide et froid, elles se réfugient dans les touffes de Linaigrettes et de Molinies. Elles peuvent se poser sur l'eau et se déplacer en surface sans difficulté.

Parmi les Géocorises de surface, *Gerris gibbifer*, *G. lacustris*, *G. lateralis* et *G. odontogaster*, ainsi que *Velia currens* se reproduisent régulièrement dans la tourbière.

Gerris paludum, *G. rufoscutellatus* et *G. thoracicus* sont des hôtes plus ou moins constants.

Gerris paludum ne fait que passer sur les canaux, où il peut former de petites populations d'une dizaine d'individus au maximum. Il ne se reproduit pas au Cachot, et ne demeure jamais très longtemps sur la même station.

Gerris rufoscutellatus peut se trouver sur les canaux et les gouilles. Il est plus sédentaire que l'espèce précédente, mais il ne forme jamais de grandes populations. On peut en compter une dizaine sur l'ensemble de la tourbière.

Chaque année, des individus isolés hivernent sur le bas marais, mais l'espèce ne semble pas se reproduire au Cachot.

Quant à *Gerris thoracicus*, on en trouve des individus isolés sur les canaux. Ce n'est qu'en C. 6 qu'il peut se former de petites populations temporaires.

Gerris odontogaster est très abondant sur C. 6, qui constitue son principal centre de prolifération.

Gerris gibbifer, *G. lacustris* et *G. lateralis* sont les principaux éléments de la faune de surface dans la tourbière. Sur le haut marais, ils occupent les gouilles au fur et à mesure qu'elles sont libérées de la neige qui les recouvre. A fin avril, ou en mai pendant les années retardées, on trouve au moins un individu de l'une ou l'autre de ces trois espèces sur chacune des gouilles des groupes 10, 11, 12, 13 et 14. Mais, dès que l'eau diminue, ils se regroupent sur les Stations 5, 6 et 7.

Si le nombre d'adultes reste assez constant sur une surface donnée, nous avons pu constater, au moyen de marquages, qu'il se produit un continuel va-et-vient entre les stations. Nous avons observé, toutefois, une femelle de *Gerris lateralis* du 20 avril au 16 août 1968 sur la Station 5, ce qui constitue à la fois un record de sédentarité et de longévité.

Lorsque les gouilles s'assèchent, une partie des *Gerris* émigre vers les canaux. Les autres se réfugient dans les bords de sphaignes où ils demeurent à demi engourdis jusqu'à ce que l'eau revienne.

Sur l'ensemble de la tourbière, c'est *Gerris gibbifer* qui domine. Toutefois, certains biotopes froids et ombragés sont du domaine exclusif de *G. lateralis*, forme aptère. C'est le cas notamment des crevasses d'affaissement aux abords de l'encoche Marguet et de certains secteurs très ombragés et calmes du ruisseau du fossé Pochon.

Velia currens occupe les petits canaux frais ou les parties ombreuses de grands canaux. On ne trouve cette espèce que sur les canaux de l'encoche Marguet et du flanc N.-E. de la tourbière.

Hebrus ruficeps est une des espèces de la communauté des bords de gouilles. On le trouve partout où se trouve *Podura aquatica*, aux dépens de laquelle il vit, mais jamais en très grand nombre.

Ordre des Homoptères

Famille des *Cercopidae*	*Neophilaenus lineatus* L.
Famille des *Jassidae*	*Cicadella viridis* (L.)
	Cicadula quadrinotata Fab.
	Macrosteles sexnotatus Fall.
	Scleroacus sp.
Famille des *Issidae*	*Ommatidiotus dissimilis* Fall.

Si les Homoptères n'entrent pas dans la composition de la faune aquatique, les espèces que nous mentionnons ci-dessus semblent liées aux milieux humides de la tourbière. Elles vivent dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii*, des gouilles et des canaux.

Une espèce, *Macrosteles sexnotatus*, semble pourtant plus liée à l'eau que les autres. Nous avons régulièrement trouvé ses larves dans les sphaignes bordant

HETÉROPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
Gerris (Aquarius) paludum Fab.	★	R	P		R	AA	A											
Gerris (Limnoporus) rufoscutellatus (Latr.)	★	R	AA		R	AA	P					R					R	
Gerris gibbifer Schumm.	★	A	A	A	A	P	A	R			R	R	R	R	A	A	A	A
Gerris lacustris (L)	★	A	A	AA	AA	A	A						P		P	AA	A	
Gerris lateralis Schumm.	★	P	A	P	A	AA	AA	R			R	R	R		AA	AA	A	R
Gerris odontogaster (Zett).	★	P	P			A	AA								P	R	P	
Gerris thoracicus Schumm.	★		R			AA	R											
Hebrus ruficeps (Thoms.)								P		P	P	P	P	AA	P	A	A	
Hesperocorixa sahlbergi (Fieb.)	●	AA	A	AA	A	AA	A											
Notonecta glauca L.	●	P	AA		P	AA	A										P	R
Saldula saltatoria (L.)	□		A		AA	P	P								AA		P	
Sigara nigrolineata (Fieb.)	●		R			P	P											
Velia currens (Fab.)	★	A	A	AA	AA													
Hydrometra gracilenta Horvath	★																R	

les gouilles, en compagnie des Collemboles cités plus haut, de *Hebrus ruficeps* et des larves I et II de *Gerris*.

Le comportement des larves est le même que celui de *Podura aquatica*, c'est-à-dire qu'elles peuplent la surface des gouilles quand elles y trouvent un support humide, en particulier des radeaux de boue (fig. 46.2 et 46.3).

Lorsque la surface de l'eau est dégagée, les larves restent dans les sphaignes des bords.

Les adultes passent dans la strate herbacée des stations, mais ils se posent et se déplacent sans difficulté sur l'eau.

Cicadella viridis est extrêmement abondante dans les *Carex* du fossé Pochon, tandis que les autres espèces semblent confinées dans le *Sphagnetum medii*.

Le rôle des Cicadelles dans l'économie des gouilles est important, car elles constituent le principal apport de nourriture pour les insectes sus-aquatiques pendant les mois de juillet et d'août.

En outre, *Cicadella viridis* est l'insecte le plus fréquemment capturé par les jeunes *Dolomedes fimbriatus* et par *Tetragnatha extensa* dans le fossé Pochon

Ordre des Aranéides

Famille des *Gnaphosidae*	*Gnaphosa lugubris* (Koch)
Famille des *Tetragnathidae*	*Tetragnatha extensa* (L.)
Famille des *Pisauridae*	*Dolomedes fimbriatus* (Clerck.)
Famille des *Lycosidae*	*Lycosa amentata* (Clerck.)
	Pirata hygrophilus Theorell
	Pirata piraticus (Clerck.)
	Tarentula barbipes (Sundevall)
	Tarentula cuneata (Clerck.)
	Trochosa spinipalpis (Cambr.)

La faune aranéologique de la tourbière comprend quelques espèces que l'on peut qualifier de semi-aquatiques. Parmi celles-ci, les adultes de *Dolomedes fimbriatus* sont parmi les plus puissants prédateurs invertébrés de la tourbière. C'est la seule espèce non aquatique qui soit capable de tuer de petits Vertébrés, comme les jeunes grenouilles rousses ou les tritons alpestres. Dans le *Sphagnetum medii*, cette espèce construit des toiles au-dessus des gouilles afin d'y suspendre ses cocons. Les adultes se rencontrent fréquemment sur l'eau, où ils chassent à l'affût, plongeant volontiers pour capturer des têtards.

Les jeunes *Dolomedes*, âgées d'une année, habitent l'extrémité des gros *Carex*, où elles capturent les insectes aériens (Libellules, Syrphides) ou des Cicadelles.

Lycosa amentata, *Pirata hygrophilus* et *P. piraticus* sont également très liées à l'eau et chassent à la surface des stations ou dans les replats.

Nous avons fréquemment capturé *Gnaphosa lugubris*, *Tarentula barbipes* et *T. cuneata*, ainsi que *Trochosa spinipalpis* sur les replats du *Sphagnetum medii* au

HOMOPTÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
CERCOPIDAE																		
Neophilaenus lineatus L.	F							Très abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*										
JASSIDAE																		
Cicadella viridis (L.)	F				P	TA	P	R		R	R							
Cicadula quadrinotata Fab.	F							Très abondante sur les replats du *Sphagnetum medii.* et dans la végétation.										
Macrosteles sexnotatus Fall.	F																	
Larves	⚹																TA	
Adultes	F							Très abondant dans la végétation aérienne des gouilles.										
Scleroacus sp.	F							Abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*										
ISSIDAE																		
Ommatidiotus dissimilis Fall.	F							Abondant sur les replats du *Sphagnetum medii.*										

ARANÉIDES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Pochon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
GNAPHOSIDAE																		
Gnaphosa lugubris (Koch)	△	Sur le bord des canaux.						Sur les replats, descend dans les gouilles asséchées.										
TETRAGNATHIDAE																		
Tetragnatha extensa (L.)	F△	Toiles sur les plantes des bords.						Toiles sur les plantes de la plupart des gouilles.										
PISAURIDAE																		
Dolomedes fimbriatus (Clerck.)	★△		P	P	P	TA	AA	P			AA	P	AA	P	P	P	AA	P
LYCOSIDAE																		
Lycosa amentata (Clerck.)	★△	P	A	P	AA	A	AA	A	Sur les replats. Chasse également sur l'eau.									
Pirata hygrophilus Theorell	★△							AA	Sur les replats. Chasse également sur l'eau.									
Pirata piraticus (Clerck).	★△					AA	AA	A	Sur les replats. Chasse également sur l'eau.									
Tarentula barbipes (Sundevall)	△	Sur le bord des canaux.						Sur les replats, descend dans les gouilles asséchées.										
Tarentula cuneata (Clerck.)	△							Chasse sur les replats et aux alentours des gouilles.										
Trochosa spinipalpis (Cambr.)	△	Sur le bord des canaux.						Chasse sur les replats et aux alentours des gouilles.										

moyen des pièges à Carabiques. Mais ces espèces descendent dans les stations asséchées pour y chasser, en compagnie de *Formica rufa* et *Agonum sexpunctatum*.

Tetragnatha extensa construit ses toiles entre les tiges de *Carex*, pratiquement toujours au-dessus de l'eau. Sur la Station 5, on compte en moyenne 4 adultes en juillet, et jusqu'à 8 jeunes à fin août. On trouve de nombreux individus sur la plupart des gouilles et sur le Canal C. 6 en particulier. Elles vivent aux dépens des Chironomides, des Cicadelles, des Tipules et des Zygoptères. Les Hydrophilides, lors de leur envol, tombent fréquemment dans leurs toiles.

Considérations sur la répartition des espèces

Les 130 [1] espèces qui entrent dans le cadre de notre travail se répartissent comme suit:

	Sp. propres aux canaux	*Sp. propres aux gouilles*	*Canaux et gouilles*	*Hôtes de passage*	*Total*
1. *Collemboles*	0	2	1	0	3
2. *Ephéméroptères*	2	0	0	0	2
3. *Odonates*	7	1	6	3	17
4. *Plécoptères*	1	0	0	0	1
5. *Mégaloptères*	1	0	0	0	1
6. *Coléoptères*	21	8	24	0	53
7. *Trichoptères*	1	0	2	1	4
8. *Diptères*	1	2	9+3 familles	6 familles	—
9. *Hyménoptères*	2	3	3	0	8
10. *Hétéroptères*	5	1	7	0	13
11. *Homoptères*	1	5	0	0	6
12. *Orthoptères*	0	1	0	0	1
13. *Aranéides*	0	2	7	0	9

Nous constations que 42 [1] espèces n'ont été trouvées que sur le marais et la mare Pochon, et que 25 [1] espèces sont propres aux gouilles, tandis que 59 [1] espèces sont communes à l'ensemble de la tourbière.

Il serait faux de conclure que les gouilles sont des milieux tout à fait distincts des canaux. Les stations appartiennent à un même ensemble faunistique, mais elles présentent des différences écologiques qui sélectionnent la faune dans telle ou telle station.

Rappelons d'abord que les canaux et les gouilles diffèrent par leur origine. Les canaux sont des restes de l'activité humaine, tandis que les gouilles sont le résultat de l'évolution naturelle de la végétation sur le haut marais.

Les différences principales, du point de vue faunistique, sont les suivantes:

a) les grandes espèces aquatiques sont absentes sur le haut marais;

[1] Chiffre approximatif parce que les Diptères ont été considérés au niveau de la famille seulement.

b) les espèces sus-aquatiques sont plus nombreuses sur les canaux, qui leur offrent de plus vastes surfaces, et leurs populations sont plus importantes;

c) la faune de la zone à Carabiques est absente sur le haut marais, elle est remplacée par *Agonum sexpunctatum*, entre autres, par les Formicides et les Aranéides;

d) *Donacia bicolor* et *D. thalassina* paraissent confinées dans les canaux, tandis que *Plateumaris rustica* se trouve uniquement sur le haut marais;

e) le genre *Hydrophorus* caractérise la faune de surface des grandes gouilles;

f) la communauté liée aux sphaignes bordant les gouilles n'existe pas sur le bas marais;

g) *Somatochlora arctica* paraît étroitement liée au *Sphagnetum medii.* Larves et adultes ne se trouvent nulle part ailleurs.

Les conditions écologiques sélectionnent la faune selon les critères suivants:

a) les canaux périphériques, que nous appelons mixtes (p. 487), favorisent la présence des grandes espèces d'insectes aquatiques ainsi que celle des têtards de *Rana temporaria*;

b) une faible profondeur élimine les grandes espèces et favorise par contre les Dytiscides de petites et moyennes dimensions, les Hydrophilides, les Corixides, les Trichoptères et les larves de Chironomes;

c) une surface fortement encombrée par *Carex*, *Scheuchzeria* ou *Sphagnum subsecundum*, élimine les *Gyrinidae* et, selon le degré d'encombrement, réduit la faune sus-aquatique. Elle favorise par contre les Donaciides, les Homoptères, les Tetragnathes et les jeunes *Dolomedes*;

d) la présence d'une abondante végétation de Graminées et de Cypéracées sur le bord des gouilles et des canaux, dont les feuilles mortes retombent dans l'eau, se révèle un facteur très favorable à la présence des Hydrophilides, et à la survie de nombreuses larves;

e) les radeaux d'algues filamenteuses entraînent la présence des Haliplides et favorise la survie des larves de Chironomides.

Ces points seront développés dans la suite de notre travail. Nous pensons que les différents biotopes du milieu aquatique peuvent être caractérisés, avec une certaine sûreté, par les communautés d'insectes qu'ils abritent. Nous en fournissons un certain nombre d'exemples dans les lignes qui suivent.

BAS MARAIS:

a) les canaux profonds	*Dytiscus marginalis*
	Acilius sulcatus
	Notonecta glauca

	Sialis lutaria *Cloeon dipterum* *Aeschna cyanea* *Chaoborus crystallinus*
b) les canaux peu profonds	*Ilybius ater* *Ilybius fuliginosus* *Agabus sturmi* *Agabus bipustulatus* *Agabus uliginosus* *Hydroporus palustris* *Hydroporus erythrocephalus* *Hydrobius fuscipes* *Neuronia ruficrus* *Hesperocorixa sahlbergi*
c) les canaux riches en algues filamenteuses	*Haliplus ruficollis* *Hydroporus palustris* *Chironomides*
d) les canaux encombrés par *Carex* (C. 6 en partie)	*Donacia bicolor* *Donacia thalassina* *Tetragnatha extensa* *Dolomedes fimbriatus* (jeunes entre 1 et 2 ans) *Cicadella viridis* *Aeschna juncea* *Leucorrhinia dubia* *Sympetrum danae* *Coenagrion hastulatum* *Lestes sponsa*
e) zone à Carabiques des bords de canaux	*Peryphus rupestris* *Trepanes articulatus* *Saldula saltatoria*
f) petits canaux temporaires	*Aedes communis* *Velia currens* *Hydroporus erythrocephalus*
HAUT MARAIS:	
g) bords des gouilles, dans les sphaignes	*Hebrus ruficeps* *Podura aquatica* *Bourletiella insignis*

	Sminthurides aquaticus
	Macrosteles sexnotatus
h) gouilles de petites dimensions (St. S. 1)	*Crenitis punctatostriata*
	Asynarchus coenosus
	Hydroporus notatus
	Hydroporus tristis
	Hydroporus obscurus
i) gouilles de grandes dimensions (St. 5)	*Enochrus quadripunctatus*
	Enochrus affinis
	Ilybius aenescens
	Agabus congener
	Agabus affinis
	Hydroporus notatus
	Hydroporus tristis
	Hydroporus obscurus
	Plateumaris rustica
	Somatochlora arctica
j) surface des grandes gouilles du centre	*Hydrophorus albiceps*
	Hydrophorus nebulosus
	Gerris gibbifer
	Gerris lateralis
	Ephydrides
k) gouilles peu profondes, encombrées de sphaignes (St. 14)	*Anacaena limbata*
	Helochares lividus
	Asynarchus coenosus
	Somatochlora arctica
	Cyphon variabilis
l) replats à sphaignes voisins des gouilles	*Agonum sexpunctatum*
	Formica rufa
	Formica picea
	Myrmica ruginodis
	Myrmica scabrinodis
	Lycosidae
m) ruisselet qui draine le haut du fossé Pochon	*Baetis bioculatus*
	Calopteryx splendens
	Nemoura cinerea

Ces communautés sont remarquablement stables et se retrouvent, année après année, dans les mêmes milieux. Mais il est évident que des fluctuations se produisent dans les populations qui les composent. Elles constituent la réponse

normale des espèces aux variations des différents facteurs écologiques, tant abiotiques que biotiques.

Répartition des espèces dans le temps

Nous présentons, au moyen de trois histogrammes (fig. 32) l'évolution du nombre d'espèces au cours de l'année dans deux stations: le Canal 11 et la Station 5.

En ce qui concerne cette dernière, nous avons pris en considération une année sèche (1964) et une année humide (1969). Les canaux ne sont en principe jamais à sec.

Dans le décompte des espèces, les larves aquatiques des insectes aériens (Odonates, par exemple) entrent en ligne de compte au même titre que les espèces aquatiques proprement dites mais, en ce qui concerne ces dernières, larves et adultes comptent pour une unité lorsqu'ils cohabitent.

L'abondance des espèces n'est pas représentée sur les histogrammes.

Ces figures ne donnent pas un reflet absolument exact de la réalité, car certaines larves ont pu nous échapper. En outre, les larves de Chironomides ne sont entrées en ligne de compte que pour une unité.

L'allure générale est néanmoins suffisamment bien rendue pour que nos histogrammes soient utilisables. Ils appellent un certain nombre de remarques:

a) La faune de C. 11 est beaucoup plus riche en espèces que celle de la Station 5.

b) En 1964, le réveil des espèces a eu lieu plus tôt sur St. 5 que dans C. 11. Ce dernier est exposé au nord, il est peu ensoleillé au printemps et reste enneigé plus tard dans l'année.

Fig. 32.

Evolution du nombre d'espèces au cours de l'année dans le Canal 11 et dans la Station 5.

Espèces aquatiques: *Acilius*, *Notonecta*.

Espèces de surface: *Gerris*, *Velia*.

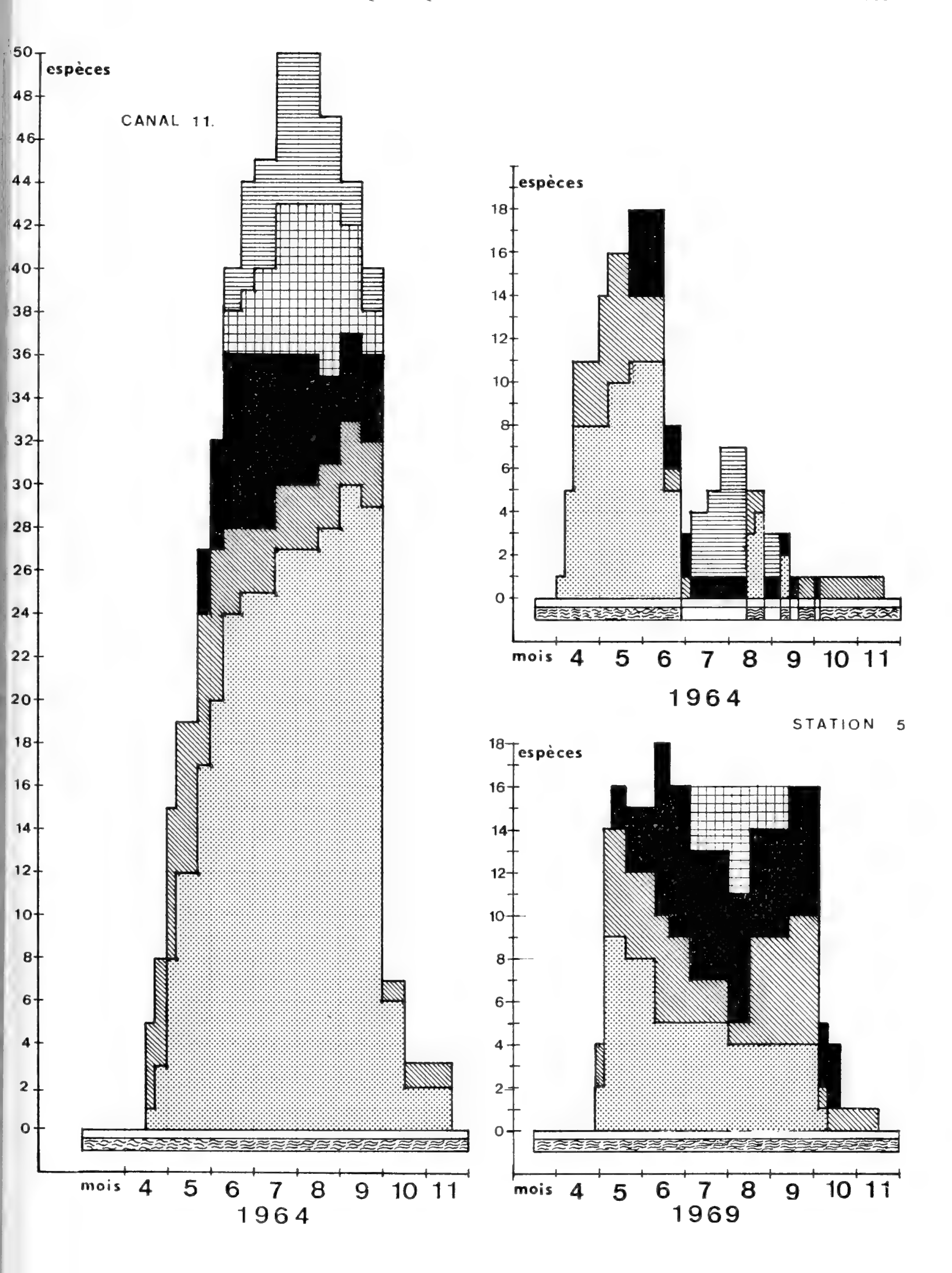
Espèces aériennes liées à l'eau par leur développement larvaire: Odonates.

Espèces de la zone à *Dolichopodidae*.

Espèces de la zone à *Saldula*-Carabiques pour le Canal 11.
Espèces des replats à *Sphagnum* pour la Station 5.

1 | 2

1. Canal ou gouille contenant de l'eau.
2. Fond sec.


espèces
CANAL 11.
50
48
46
44
42
40
38
36
34
32
30
28
26
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
mois 4 5 6 7 8 9 10 11
1964
espèces
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
mois 4 5 6 7 8 9 10 11
1964
STATION 5
espèces
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
mois 4 5 6 7 8 9 10 11
1969

c) Ces différences mises à part, on constate partout l'apparition explosive des insectes dans les stations.

d) On constate une chute brutale du nombre d'espèces avec les premiers froids (C. 11 et St. 5, 1969).

e) En 1969, le hiatus entre les populations d'insectes sus-aquatiques adultes est très net sur la Station 5. En 1964, il coïncide avec les assèchements de la gouille.

Sur les canaux, la disparition estivale des adultes est moins nette. Les populations sont plus abondantes, si bien qu'il se trouve un certain nombre d'individus qui survivent plus longtemps que d'autres. De ce fait, les générations se recouvrent plus ou moins.

f) Sur la Station 5, en 1964, on remarque l'arrivée de la faune des replats à l'intérieur de la gouille.

En 1969, la station n'a pas subi d'assèchement véritable, si bien que cette faune de prédateurs n'apparaît pas sur l'histogramme.

Par contre, les *Dolichopodidae* ont colonisé la couche de boue montée en surface (fig. 46).

g) L'assèchement des gouilles a pour conséquence le départ d'une partie de la faune vers les canaux périphériques, d'où l'enrichissement que l'on peut constater (insectes aquatiques) dans le Canal 11. Les insectes qui demeurent dans la station s'enfouissent dans le fond ou dans les bords. Lorsque l'eau revient dans les stations, ces derniers recolonisent la gouille. Mais, si les assèchements sont répétés et de longue durée, le repeuplement est de plus en plus faible.

h) Les espèces de passage s'arrêtent de préférence sur les canaux (ex.: *Gerris paludum*).

i) La diminution estivale et automnale, qui marque la courbe des insectes aquatiques dans la Station 5 en 1969, provient du fait que les larves d'un certain nombre d'espèces passent dans les bords ou dans les replats (ex.: *Crenitis*).

Au printemps et en automne, les stations comprennent des populations d'adultes, alors qu'en été, on compte une majorité de larves.

Outre les variations des conditions écologiques, il est nécessaire de connaître la biologie des espèces pour comprendre les variations du nombre d'espèces.

LA FAUNE ET LE MILIEU

Etude des principaux facteurs écologiques qui conditionnent la présence et l'abondance des populations d'insectes dans les stations

Considérations générales

Nous allons envisager, dans les pages qui suivent, quels sont les facteurs écologiques qui conditionnent la présence et l'abondance des populations d'insectes dans les gouilles et les canaux.

Une remarque préliminaire concernant l'acidité de l'eau s'impose. Van Oye (1949) a tiré de la mesure du pH de plusieurs étangs, pendant dix ans, une règle qu'il formule ainsi: « L'amplitude de la variation annuelle de pH de toute eau en équilibre biologique est au maximum d'un degré pH. »

Les mesures d'acidité que nous avons effectuées dans la tourbière du Cachot, et l'examen simultané de la composition des boues et de la faune nous amènent à nous rallier à cette opinion.

L'amplitude des variations va de 0,2 à 1 degré pH pour l'ensemble des gouilles et des canaux que nous avons mesurés au cours de l'année.

	St. 5	St. 6	St. 6a	St. 6b	St. 7	St. 7a	St. 9	St. 10	St. 10a	St. 10c	St. 11	St. 12	St. 12a	St. 12b	St. 12c
Moyenne annuelle	3,8	3,6	3,6	3,6	3,5	3,6	3,8	3,7	3,7	3,7	3,9	3,8	3,8	3,9	3,9
Maximum annuel	4	3,8	3,8	3,7	3,7	3,7	4,1	3,9	4,1	3,9	4,2	4,4	4,1	4	4,2
Minimum annuel	3,5	3,3	3,5	3,4	3,4	3,4	3,6	3,3	3,4	3,2	3,7	3,8	3,5	3,8	3,6
Amplitude annuelle	0,5	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3	0,5	0,6	0,7	0,7	0,5	0,6	0,6	0,2	0,5

	St. 12d	St. 12e	St. 12f	St. 13	St. 13a	St. 13b	St. 13c	St. 14	St. 14a	St. 14b	St. 14c	St. 14d	St. 15	St. 1
Moyenne annuelle	3,9	4	3,8	3,7	3,9	4	3,8	3,9	4	4	4,2	4,4	3,8	3,9
Maximum annuel	4,2	4,5	4,3	4,1	4,1	4,2	4	4,1	4,3	4,4	4,5	4,6	4	4,4
Minimum annuel	3,6	3,5	3,3	3,3	3,6	3,7	3,7	3,6	3,8	3,8	3,8	3,8	3,5	3,5
Amplitude annuelle	0,6	1	1	0,8	0,5	0,5	0,3	0,5	0,5	0,6	0,7	0,8	0,5	0,9

Nos observations ne nous ont pas permis de mettre en évidence une influence des variations de l'acidité de l'eau sur la faune entomologique. Aussi, la seule conclusion que nous tirerons de ces mesures, c'est que nos recherches ont porté sur des milieux biologiquement équilibrés.

La figure 33 met en évidence les relations entre les différents facteurs écologiques.

Nous considérons la situation des gouilles sur le haut marais, et des canaux sur le marais abaissé, comme fondamentale. Elle détermine, en effet:

La topographie du fond des canaux, selon qu'ils sont situés au pied de parois qui s'effondrent, dans les endroits où le bord résiste mal à la poussée centrifuge de la haute tourbière. On trouve de ces points de moindre résistance au fond de l'encoche Marguet. La tourbe qui tombe des parois comble lentement les canaux. Elle peut aussi les obstruer partiellement ou totalement d'un seul coup.

En conséquence, nous admettons que la profondeur et la surface des canaux dépendent de la topographie du fond et de leur situation, compte tenu de l'intervention première de l'homme qui a creusé ces fosses d'exploitations.

Le régime hydrique dépend aussi de la situation des stations. Nous avons insisté précédemment sur les différences dans l'alimentation en eau entre les gouilles du haut marais et les canaux. Parmi les premières, les stations situées dans les régions 5 et 6 reçoivent par écoulement superficiel le surplus des eaux des autres gouilles et, de ce fait, elles contiennent de l'eau plus longtemps.

L'eau qui circule sur les couches de tourbe de différentes densités s'écoule aussi dans des directions préférentielles, si bien que certains canaux reçoivent plus d'eau que d'autres (C. 1c).

Enfin, le drainage naturel du marais abaissé se fait mieux dans certaines régions que dans d'autres, si bien que le niveau de l'eau descend plus rapidement dans certains canaux (Canal 5).

Le microclimat dépend de la nature de la station mais aussi, en ce qui concerne les canaux, de leur exposition vers le nord ou vers le sud. Dans ce dernier cas, ils sont nettement plus ensoleillés et leur microclimat ne sera pas exactement le même que celui des canaux situés à l'ombre des murs de tourbe.

Il est clair que l'abondance et la nature de la végétation dépendent des facteurs précédents. Une grande profondeur et un bon ensoleillement favorisent la présence des utriculaires, une profondeur moyenne dans une station exposée au nord entraîne la prédominance des algues filamenteuses. Sur le haut marais, la présence de *Sphagnum cuspidatum* dans sa forme aquatique dépend d'une profondeur suffisante, alors que *Sphagnum subsecundum* poussera dans le fond des stations moins profondes.

La forme des rives permet ou non l'établissement d'une ceinture de Cypéracées et de Graminées qui jouent un rôle dans l'économie générale des stations (p. 472).

La présence des insectes phytophages dépend non seulement de la présence des végétaux, mais aussi de l'ensoleillement et de la profondeur des bassins. Le volume d'eau détermine l'importance de la population d'insectes installée dans la mare.

En tenant compte de ces quelques facteurs fondamentaux, il est possible de classifier grossièrement les stations étudiées de la façon suivante:

a) Gouilles du haut marais *(Sphagnetum medii)*;
b) Canaux périphériques:
Canaux profonds (0,70 à 1 m), à utriculaires. Ex.: Canal 1c (fig. 42).
Canaux peu profonds (20 à 50 cm) sans utriculaires, favorables au développement des algues filamenteuses (fig. 43).
Canaux mixtes, profonds dans une partie de leur bassin, et dont la profondeur diminue graduellement vers les bords. Ex.: Canal 11 et mare Pochon (fig. 45).

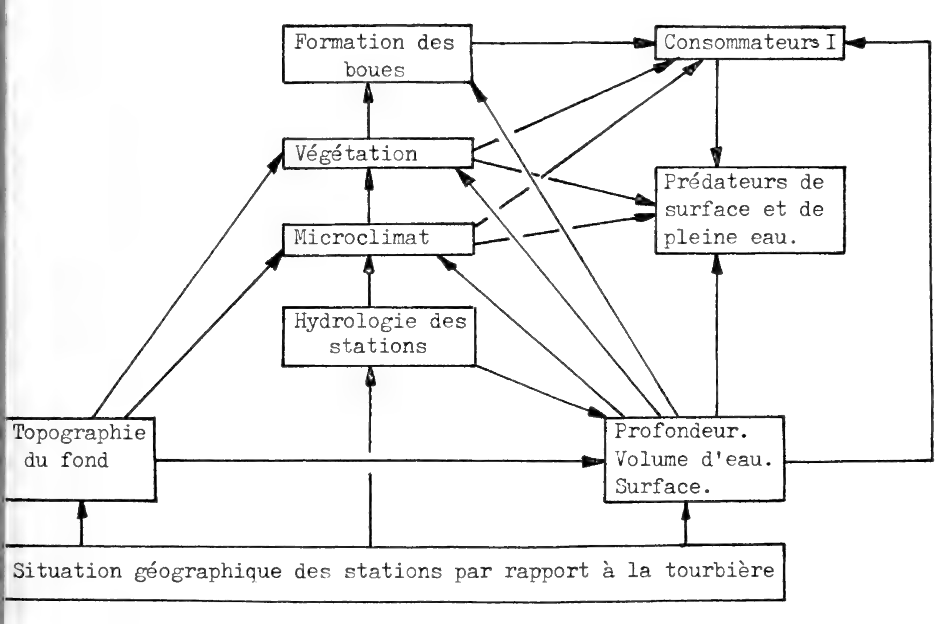


FIG. 33.
Relations entre les différents facteurs écologiques.

La surface des stations en tant que facteur écologique

Plus la surface est grande, plus la faune sus-aquatique qu'elle supporte est importante et variée. Quand la surface diminue, le nombre d'individus diminue également, mais alors une espèce tend à l'emporter sur les autres.

Sur la mare Pochon (surface 60 m²), on compte couramment 5 espèces de *Gerris* dont les populations se maintiennent dans un équilibre relatif, au printemps et en automne, groupant au total de 100 à 150 individus.

Sur la Station S. 1 (surface 0,8 m^2), une dizaine de *Gerris* adultes peuvent coexister si la nourriture est suffisamment abondante. Après la fonte des neiges, on peut trouver *G. gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris* côte à côte. Les trois espèces cohabitent sur cet espace restreint jusqu'à fin avril, mais ensuite, c'est *G. gibbifer* qui demeure seul et qui, seul, s'y reproduit.

Sur un petit canal (surface 2 m^2) près de C. 2, le même phénomène se produit, mais au bénéfice de *G. lateralis*.

En fait, c'est l'espèce la plus nombreuse au départ qui demeure seule sur les petites stations.

L'étendue d'une station détermine aussi l'importance des populations de certains insectes aquatiques, comme les Notonectes, qui restent suspendues sous la surface pendant de longs moments. La population de la mare Pochon comprend 30 Notonectes. Ce chiffre peut se maintenir, à quelques variations près, pendant plusieurs semaines.

S'il y a surpopulation, ces insectes entrent sans cesse en contact les uns avec les autres, ce qui déclenche des mouvements de fuite qui se répercutent sur une bonne partie de la station et qui se répètent souvent. Les insectes migrent alors en plus grand nombre, et la population descend bien au-dessous de son effectif normal.

D'autre part, en automne, la nourriture n'est pas suffisante pour une population trop importante, si bien que la compétition est élevée. Par contre, pour les Hydrocanthares, qui ne viennent en surface que pour respirer, et plus rarement pour chasser (Acilies adultes), l'étendue de la station a moins d'importance que sa profondeur.

La profondeur de l'eau en tant que facteur écologique

Peu d'espèces vivent en permanence dans la partie profonde des canaux mixtes. On y trouve des larves de *Sialis lutaria*, ce qui correspond aux observations de Du Bois et Geigy (1935), encore que les profondeurs auxquelles ces auteurs les ont observées soient beaucoup plus grande (jusqu'à 20 m). Elles occupent le fond de la mare Pochon, en compagnie des larves d'*Aeschna cyanea*. Ces prédateurs de fond se nourrissent surtout d'Oligochètes et de larves d'Ephémères, éventuellement de Trichoptères.

Les larves de *Corethra crystallinus* vivent en pleine eau. Elles peuvent former de grosses populations dans le Canal 1c et dans la partie profonde du Canal 11 et de la mare Pochon. Une profondeur de 50 cm au minimum leur semble nécessaire.

Dans les canaux peu profonds, on ne trouve pas ces espèces, qui sont aussi absentes des gouilles du haut marais.

La profondeur et la présence de nourriture sont les deux principaux facteurs qui déterminent la présence, dans les canaux, des grands insectes prédateurs et bon nageurs comme *Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus* et *Notonecta glauca*.

Ces trois espèces, comme les larves de *Sialis* et d'*Aeschna cyanea*, ne forment des populations stables que dans les stations qui ont de 60 à 100 cm de profondeur, et où pondent les grenouilles.

La mare Pochon peut abriter de 2 à 4 Dytiques et 20 Acilies.

Dytiscus prospecte toute l'étendue de la station, en surface et en profondeur, *Notonecta* occupe surtout les zones profondes dépourvues de végétation en surface, tandis que *Acilius* chasse dans la strate à utriculaires.

Les insectes de taille moyenne sont liés aux profondeurs de 20 à 40 cm. Ils appartiennent aux genres *Agabus*, *Ilybius*, *Hesperocorixa*, *Neuronia*. On y trouve aussi de nombreuses larves d'Odonates *(Leucorrhinia*, *Sympetrum*, *Libellula*, *Cordulia*, *Lestes*, *Coenagrion)*.

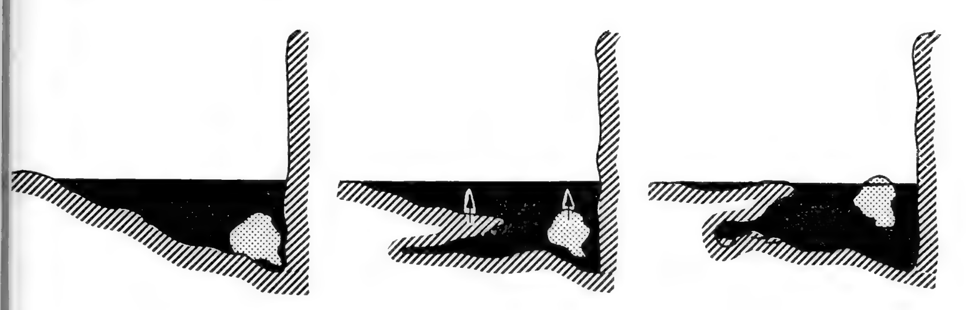


FIG. 34.
Relèvement du fond tourbeux dans un canal mixte.

Enfin, les espèces qui nagent mal, tels les Hydrophilides, ou les petites espèces, comme *Hydroporus*, se contentent de 5 à 20 cm d'eau. On les trouve également dans la strate à utriculaires. C'est à cette communauté d'espèces qu'appartiennent les nombreuses larves de Chironomides, élément important de la nourriture des prédateurs dans les zones de faible et moyenne profondeurs.

Il n'y a pas de limites absolues entre ces différentes zones, que l'on peut simplement qualifier de préférentielles. Il est clair que les diverses faunes s'interpénètrent, et qu'on peut trouver les insectes des parties profonde et moyenne dans la zone de faible profondeur, alors que les insectes de cette dernière se trouvent souvent dans la partie moyennement profonde.

Au début d'août, on observe dans les canaux mixtes ou de faible profondeur un relèvement du fond tourbeux dans les zones bien ensoleillées (fig. 34).

Les gaz de décomposition s'accumulent dans les mailles de la tourbe et en expulsent l'eau peu à peu, ce qui produit une diminution de son poids spécifique.

Très lentement, les morceaux de tourbe reposant sur le fond, puis le fond lui-même dans la zone bordière, remontent lentement vers la surface.

Dans la première moitié d'août, ces parties soulevées atteignent la surface de l'eau. Si l'on perce un trou dans la partie soulevée, il y a d'abord une expul-

sion violente de gaz sous forme de grosses bulles (odeur de H_2S), accompagnée de jaillissements d'eau prenant l'allure de petits geysers, qui peuvent atteindre 50 cm de hauteur en C. 11.

L'eau est ensuite aspirée avec un bruit de succion.

L'amplitude de variation ne dépasse pas 40 cm, mais il est clair que ce phénomène entraîne des modifications notables dans la partie du bassin concernée, la diminution de la profondeur est suivie d'une prolifération des algues filamenteuses, provoquant un net enrichissement de la faune subordonnée à celle-ci (p. 475).

En outre, cette zone est fréquentée par les Odonates en quête de lieux de ponte *(Sympetrum, Leucorrhinia, Libellula)*, ainsi que par les *Dolichopodidae*.

En automne, quand la température baisse et que l'ensoleillement se fait de plus en plus bref, il est probable que les gaz diffusent dans l'eau, et les parties soulevées reprennent leur position en profondeur.

Le phénomène est beaucoup plus marqué les années à fort ensoleillement. Il fut remarquablement net en 1964.

Hydrologie

Ce point important de l'écologie des gouilles et des canaux a été étudié en relation avec l'hydrologie de la tourbière (p. 399).

Microclimat

D'après DAJOZ (1970), les deux facteurs climatiques qui interviennent en milieu aquatique sont la température et l'éclairement. Pour nous, qui avons affaire à de petits volumes d'eau, nous devons faire intervenir également les variations de profondeur.

L'éclairement conditionne la vie végétale en premier lieu et, par contre-coup, la vie animale dans les stations.

La température règle la diffusion des gaz dans l'eau. Les processus de décomposition au sein des boues, la putréfaction des radeaux d'algues filamenteuses lui sont également liés.

La répartition des espèces animales dépend pour une part de leur température préférentielle.

Enfin, le comportement des insectes est très influencé par la température.

Nous avons parlé de la profondeur en tant que facteur écologique (p. 468) et de son importance dans la zonation des gouilles et des canaux.

Nous examinerons plus en détail les facteurs du microclimat lors de l'étude des différents types de stations.

La figure 35 essaie de mettre en évidence l'influence du macroclimat, du mésoclimat, et du milieu environnant les stations, sur le microclimat de celles-ci.

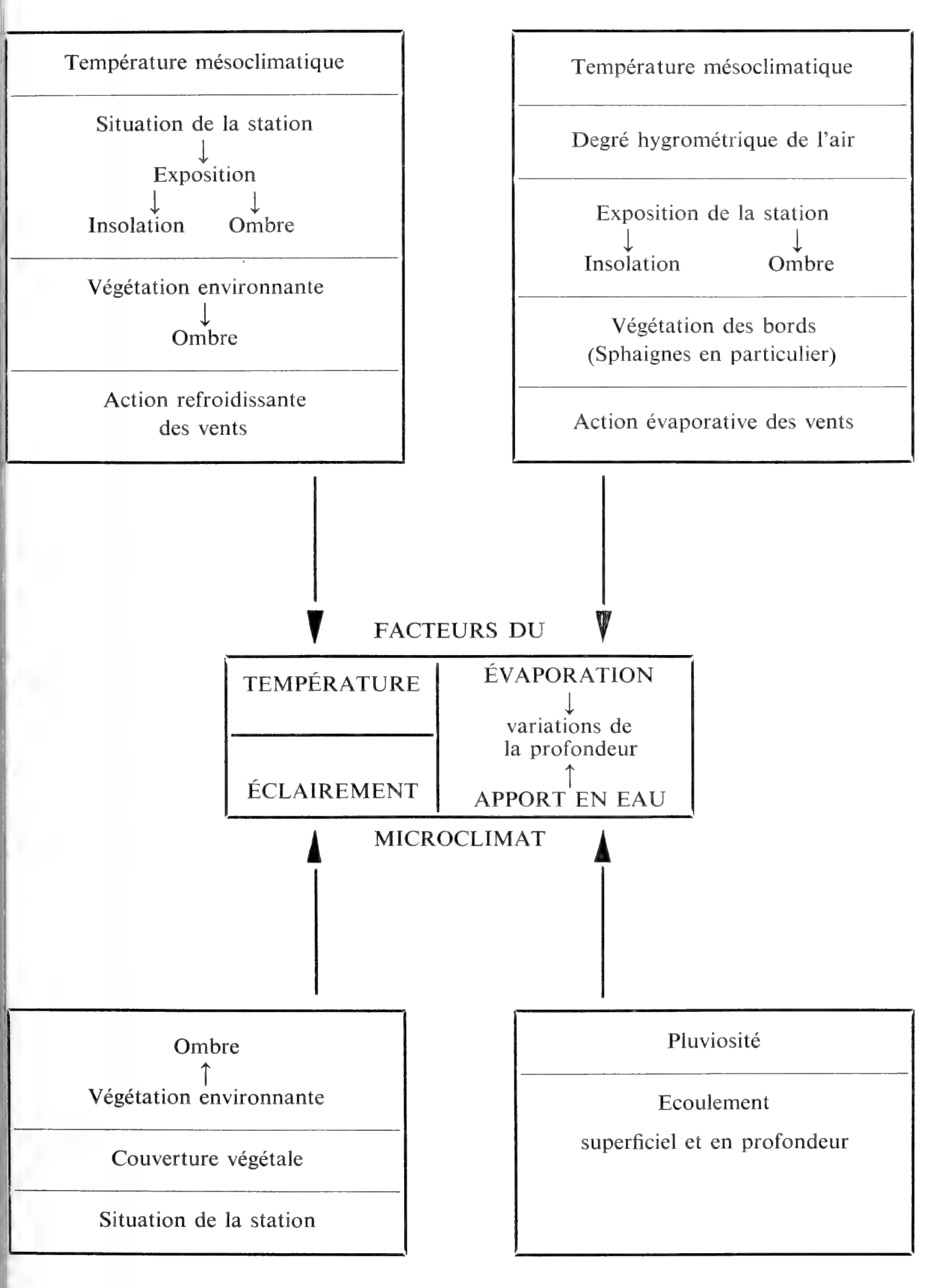


FIG. 35.

Influence des facteurs macro et mésoclimatiques
et du milieu environnant sur le microclimat des stations.

Importance de la végétation herbacée des gouilles et du bord des canaux

Les gouilles du haut marais sont occupées par des *Carex*, par *Scheuzeria* et *Trichophorum caespitosum.*

Sur le bord des canaux (sauf 1c) se trouvent des touffes d'*Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *Molinia coerulea* et *Agrostis canina* (fig. 36 et 37).

Leur rôle écologique est important et varié.

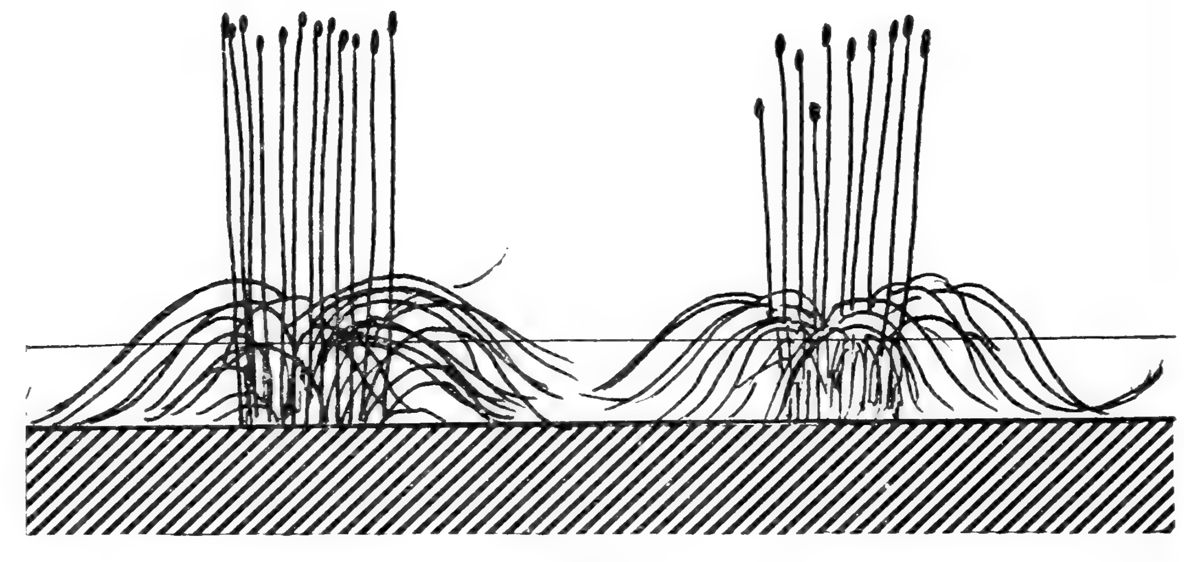


Fig. 36.

Disposition des tiges vivantes et mortes dans les gouilles de la partie N.-O. du *Sphagnetum medii (Trichophorum caespitosum)*.

a) Les feuilles mortes de ces plantes se renversent dans l'eau en automne, mais restent attachées à la base de la plante pendant l'année suivante. Elles ne se décomposent que très lentement.

b) Il s'y développe une faunule et une florule abondantes (Protozoaires, Rotateurs, Acariens, larves de Chironomes, de *Hydroporus*, d'Hydrophilides, des Desmidiées et des algues filamenteuses, etc.).

c) Elles constituent un support pour les œufs des insectes qui déposent leurs pontes au ras de l'eau *(Gerris)*. D'autres espèces *(Agrion puella)* introduisent leurs œufs dans les tissus morts de ces feuilles.

d) Les feuilles qui retombent sur l'eau forment un abri pour les larves I, II, III de *Gerris* qui y vivent en communauté avec les Collemboles dont ils se nourrissent. Cet abri les protège partiellement des larves IV, V, et des adultes qui occupent normalement la surface des stations. Toutefois, lorsqu'il pleut ou qu'un vent violent agite la surface de l'eau, c'est là aussi que les grosses larves et les imagos vont se réfugier.

e) Dans les gouilles, les végétaux morts constituent un apport de matière nouvelle pour la boue.

) C'est au cœur des touffes que certains insectes passent l'hiver (*Saldula*, parfois *Gerris*, Carabiques).

:) Les tiges et feuilles vivantes, dressées, jouent un rôle capital dans l'éclosion des Odonates, en offrant un support aux larves.

ı) Elles permettent l'envol des espèces migratrices.



Fig. 37.
Disposition des feuilles mortes au bord du Canal 6. *(Carex inflata)*.

) Lorsque leur base est inondée, elles favorisent la ponte d'un certain nombre d'Odonates, qui introduisent leurs œufs dans les tissus végétaux vivants *(Aeschna cyanea, Lestes sponsa)*, ou de *Dytiscus marginalis*.

i) Elles favorisent la survie des larves primaires de Tabanides et de *Sialis* à la sortie de l'œuf. Ces espèces, en effet, fixent leurs pontes sur les feuilles au-dessus des stations, et les larvules, aquatiques, tombent directement dans l'eau à leur éclosion.

k) Les *Donaciinae* passent leur vie larvaire dans les racines des *Carex*, et leur vie adulte sur leur partie émergée.

Il faut souligner que, pour l'éclosion des Odonates, une tige de *Carex filiformis*, ou de *Scheuchzeria palustris*, joue exactement le même rôle, qui est purement mécanique.

Cette remarque nous laisse entrevoir que la classification des gouilles sur la base de la composition faunistique ne pourra pas se superposer exactement à celle basée sur la flore.

Points particuliers de l'écologie des canaux périphériques

Le développement d'*Utricularia vulgaris* et des algues filamenteuses contribue à modifier les conditions de vie dans les canaux au cours de l'année.

Utricularia vulgaris

Les hibernacles passent l'hiver pris dans la glace; ils supportent également un dessèchement de courte durée. C'est par ses hibernacles (qui constituent le stade de dissémination) que *Utricularia* a colonisé différents canaux de l'encoche Marguet à partir de C. 12. Les inondations printanières permettent aux hibernacles flottants de passer d'un canal à l'autre.

Dès la mi-avril, ils donnent naissance à des rameaux qui coloniseront rapidement les mares.

A mi-juin, les rameaux atteignent 20 cm.

Au début de juillet, dans le Canal 1c, le quart de la surface est occupé par *Utricularia*, qui fleurit à ce moment.

A la mi-août, les $^4/_5$ de la surface sont occupés. Les tiges commencent à s'enfoncer, et une couche d'eau de 30 cm en dessous de la surface est occupée.

A la fin du mois d'août, l'ensemble de la surface est recouvert par la plante, qui commence à pourrir et à se fragmenter à mi-septembre. A fin septembre, elle est réduite en fragments de 5 à 20 cm, à l'extrémité desquels les hibernacles se sont formés. Ces derniers sont seuls à flotter à fin octobre, au nombre d'une vingtaine pour une surface de 9 m^2 (Canal 1c). Ils seront inclus dans la couche de glace et la plupart d'entre eux formeront de nouveaux rameaux l'année suivante.

On peut noter que, dans les mares abritant des populations de têtards de *Rana temporaria*, le développement des rameaux est nettement plus lent. Dans la mare Pochon, ou dans le Canal C. 11, la plante ne peut coloniser la surface de l'eau, comme nous l'avons décrit ci-dessus, puisqu'elle ne peut prendre de l'extension qu'à partir de septembre, après la sortie de la plus grande partie des jeunes grenouilles. Mais, à ce moment là, la saison n'est déjà plus favorable aux utriculaires.

Le rôle écologique des utriculaires est essentiellement mécanique:

Elles favorisent le développement des algues filamenteuses en leur fournissant un support en eau profonde. Faute de ce support, les algues filamenteuses ne peuvent prendre de l'extension dans les canaux d'une certaine profondeur.

En favorisant l'extension des algues, les utriculaires favorisent du même coup les Haliplides, mangeurs d'algues, les Hydrophilides herbivores et les petits Hydrocanthares carnivores qui vivent aux dépens de la microfaune abritée dans les algues filamenteuses.

Enfin, elles favorisent la présence, en eau profonde, des insectes qui vivent habituellement dans la zone bordière des canaux peu profonds ou dans les gouilles du haut marais, en leur fournissant un support mécanique.

Les algues filamenteuses

Elles constituent souvent la seule végétation aquatique des canaux peu profonds, formant parfois de grandes masses. On y reconnaît surtout *Spirogyra*, dominante dans certains secteurs à 80%, *Ulothrix*, également abondant.

Les gaz provenant de la respiration et de la photosynthèse, et probablement aussi des gaz de fermentation en provenance du fond, restent pris, sous forme de bulles, dans les mailles de la masse. Les bulles deviennent de plus en plus grosses, et soulèvent les algues au-dessus de la surface. Elles émergent sous la forme de grands radeaux jaune-verts, qui dérivent au gré des courants et s'accumulent dans les anses (ceci dans les plus grandes stations seulement, par exemple en C. 11 et dans la mare Pochon). Ces radeaux se boursouflent de plus en plus, les algues meurent et se décomposent en surface, tandis qu'elles continuent de se développer au-dessous.

Lorsqu'il fait frais, les algues ne se gonflent que très lentement. Une forte pluie dégage la surface en précipitant les radeaux d'algues au fond. La surface reste ensuite libre pendant quelques jours, jusqu'à ce que le processus reprenne.

Protozoaires, Ostracodes, Copépodes, Cladocères, Nématodes, Oligochètes, Rotateurs, Acariens, larves de Chironomides, les larves et les adultes d'Haliplides, plus ou moins inféodés aux algues filamenteuses (BERTRAND, 1954), les Hydrophilides, les larves et les adultes de *Hydroporus* constituent l'abondante faunule abritée par les algues.

Par contre, les larves fragiles de *Aedinae* ne peuvent s'y déplacer et y meurent. Les gros Hydrocanthares, *Acilius*, par exemple, éprouvent des difficultés à percer cette couche végétale pour venir respirer en surface, et leur population diminue lorsque les algues atteignent leur plein développement (migration d'une mare à l'autre).

Les *Gerris* s'y empêtrent et éprouvent des difficultés à se déplacer.

Enfin, il arrive que les algues filamenteuses se développent sur le corps de larves lentes, en particulier sur les larves de *Acilius* et de *Dytiscus*. Ces larves traînent après elles des paquets d'algues 4 à 5 fois plus longs qu'elles, ou qui les enveloppent entièrement. Elles n'y survivent pas.

Points particuliers de l'écologie des gouilles

Les gouilles présentent des particularités écologiques dues aux boues qu'elles contiennent et à la présence de *Sphagnum cuspidatum*.

Ces deux facteurs, eux-mêmes dépendants des précipitations pluviales, de l'insolation et de la température, conditionnent pour une bonne part les conditions de vie dans les stations du haut marais.

Rôle écologique de Sphagnum cuspidatum

Dans certaines gouilles du *Sphagnetum medii*, cette espèce flottante vit en pleine eau, à la façon des utriculaires dans les canaux périphériques.

Pendant les périodes sèches, quand la gouille est vide, elle se colle au fond, puis est incorporée à la croûte primaire. Seule, la tête se redresse au-dessus du fond (fig. 38.1). Cette partie de la plante peut supporter de longues périodes de dessication sans périr.

Lorsque l'eau revient dans la gouille, les sphaignes reprennent leur croissance, s'allongent (fig. 38.2). La partie postérieure pourrit (fig. 38.3) et le brin de sphaigne, libéré, monte à la surface, grâce aux bulles d'O_2 emmagasinées entre les feuilles (fig. 38.4). Elle croît par sa partie antérieure et se ramifie, alors que sa partie postérieure pourrit.

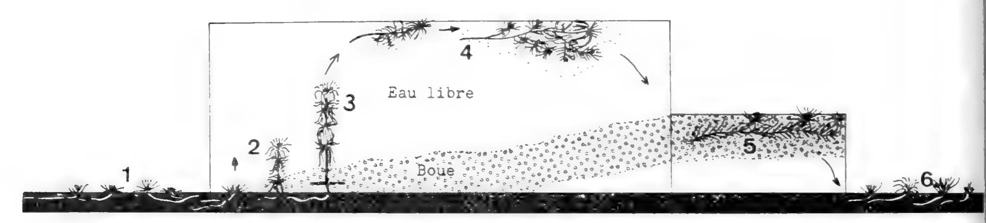


Fig. 38.
Développement de *Sphagnum cuspidatum* dans la Station 5.

Outre son importante contribution à la formation de la boue, *Sphagnum cuspidatum*, lorsqu'il flotte, constitue un support idéal pour la fixation des pontes de certains Hydrophilides, de *Enochrus* en particulier, genre qui semble assez étroitement lié aux gouilles à *S. cuspidatum* en période de reproduction.

Les brins flottants constituent des centres de prolifération d'algues (Cyanophycées, Desmidiées, Diatomées) qui assurent une nourriture abondante aux herbivores. En outre, une grande quantité d'organismes appartenant à la microfaune (Acariens, Rotateurs) habitent dans ses feuilles enroulées. On y trouve fréquemment les petites larves d'*Hydroporus* qui y chassent.

S. cuspidatum joue également un rôle non négligeable sur le plan de l'écologie générale de la gouille et contribue, par son apport en O_2, par son action sur l'acidité de l'eau qu'elle maintient au voisinage de pH 4, à maintenir constantes les conditions du milieu.

Lorsque la boue s'accumule en surface, les sphaignes en deviennent prisonnières (fig. 38.5) et pourrissent en partie.

En cas de nouvel assèchement, le cycle recommencera (fig. 38.6).

Rôle écologique des boues

Pendant l'hiver, les sphaignes immergées, les sphaignes flottantes, les feuilles de *Carex*, de *Eriophorum*, de *Trichophorum* et de *Scheuchzeria* pourrissent et se

dissocient, formant une couche de boue végétale sur le fond, mêlée dans des proportions diverses à des granules de tourbe et à des débris animaux.

On peut considérer trois types de boues:

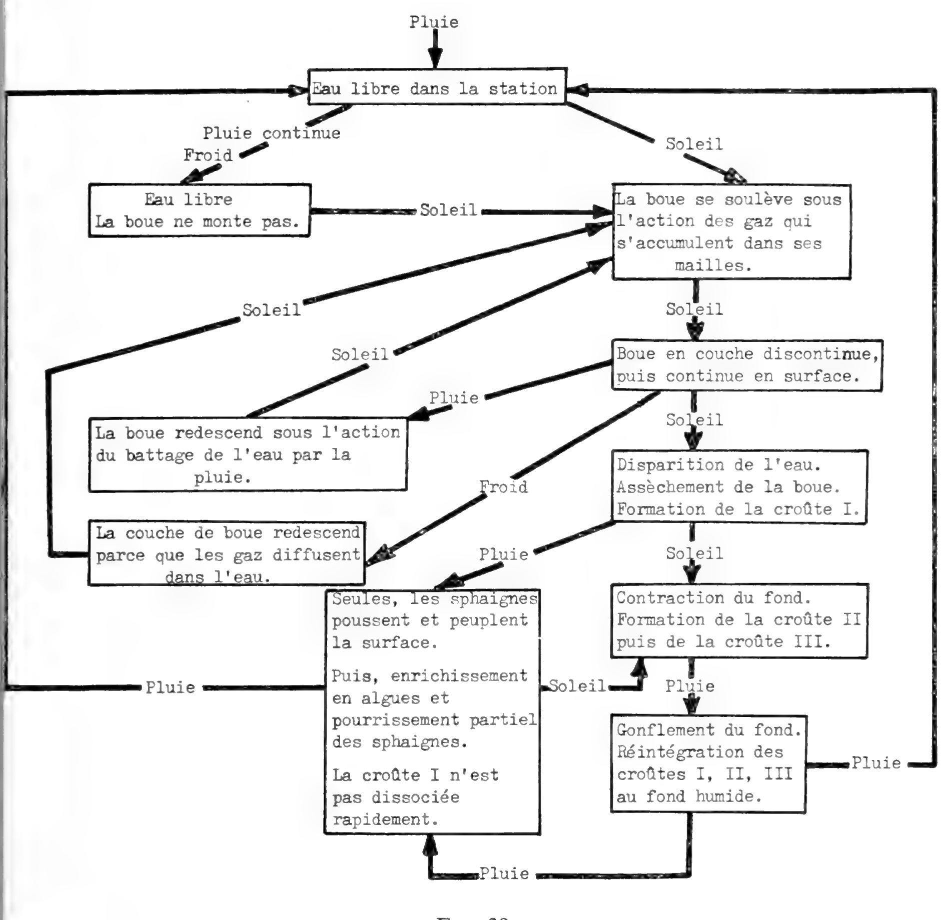


FIG. 39.
Cycle des boues dans les gouilles.

a) Les boues des stations à fond tourbeux en partie dégagé (Ex.: St. 6). Leur composition comprend des granules de tourbe en grande quantité, ainsi qu'une grande abondance de Desmidiées, en particulier *Netrium*. Les débris de sphaignes y sont rares.

b) Les boues de gouilles à *Sphagnum cuspidatum* (St. 5). Elles sont caractérisées par leur richesse en feuilles de *S. cuspidatum*, par leur plus faible teneur en Desmidiées et leur relative abondance en Diatomées.

c) Les boues trouvées dans le plus grand nombre de stations du haut marais, intermédiaires entre les types *a)* et *b)*, mais où les feuilles de *S. cuspidatum* sont remplacées par celles de *S. subsecundum* et *S. recurvum*.

Si l'on s'en réfère à la figure 23, on peut constater que la classification grossière des boues en trois types correspond au groupement par familles de gouilles, basé sur leur composition floristique.

Ainsi, les boues de type *a)* correspondent aux Stations 5, 6a et 9. Celles de type *b)* correspondent aux Stations 6, 7a et 6b.

Cette constatation montre que la composition des boues dépend essentiellement des végétaux qui occupent les stations.

La microfaune est abondante dans tous les types de boue, mais sa composition peut varier, non pas tellement dans le nombre d'espèces que dans le nombre d'individus des différentes espèces.

Ces considérations sont en fait d'ordre secondaire. Ce qui importe, c'est que toutes les boues obéissent à un même mécanisme que nous pouvons résumer comme suit (fig. 46):

Au printemps, ou par temps froid, ou encore après une forte pluie, la couche de boue est déposée sur le fond.

Sous l'effet de l'insolation, les gaz résultant de la photosynthèse et de la décomposition des végétaux s'accumulent dans les mailles de la boue, sous forme de petites bulles. Lorsque l'accumulation est suffisante, elle provoque l'ascension de la boue, par « flocons », vers la surface de l'eau. Par une longue période d'ensoleillement, la boue se tasse sous la surface en une couche dense. Elle est le siège d'une intense prolifération d'algues.

Simultanément, l'eau s'évapore, et la boue la suit dans son mouvement tout en restant pour une part accrochée aux tiges des végétaux, où elle se dessèche rapidement (fig. 19). Quand l'eau a disparu, la boue se dessèche sur le fond en une couche compacte et résistante, qui formera les croûtes I, II, III, selon le processus que nous avons signalé (pp. 402 et 403).

Les brins de sphaignes flottantes sont pris dans cette boue, ils pourrissent partiellement, augmentant encore la quantité de boue.

En cas de pluie, le battage par les gouttes d'eau expulse les gaz emmagasinés dans les mailles de la boue flottante, et celle-ci redescend, partiellement en cas de pluie courte, totalement en cas de pluie violente (orage) ou de longue durée, pour remonter quand le temps redevient beau.

En automne, la température plus basse de l'eau y permet une plus grande diffusion des gaz, ce qui ralentit le phénomène ou le stoppe complètement. Il faut ajouter que les périodes d'insolation sont beaucoup plus courtes à cette saison.

La figure 39 résume le cycle des boues, tel que nous l'avons observé dans la tourbière du Cachot.

Quelques expériences nous ont permis de préciser le phénomène. Elles ont consisté à déposer le même volume de boue dans des tubes de verre d'un diamètre de 6 à 10 cm, et de hauteurs différentes, et à exposer ces tubes au soleil, ou à les maintenir à l'obscurité, à maintenir l'eau à basse température ou à la laisser s'échauffer.

Il n'est pas nécessaire d'entrer dans le détail de la description de ces expériences, car leurs résultats concordent absolument avec ce que nous avons observé dans le terrain.

Les effets du cycle des boues sur l'écologie sont de plusieurs ordres:

La couche de boue isole le fond en interceptant la chaleur et partiellement la lumière.

Lorsque la boue est en surface, elle rend difficile la progression des insectes sus-aquatiques *(Gerris)*, ainsi que celle des grandes espèces aquatiques qui abandonnent fréquemment la gouille dans ces conditions. Les mauvais nageurs (Hydrophilides) s'engluent dans une boue trop dense et y meurent.

Elle favorise par contre la colonisation de la surface de l'eau par les petites espèces qui vivent normalement dans le bord de sphaignes *(Podura aquatica, Hebrus)*.

La microfaune inféodée à la boue (Protozoaires, Rotateurs, Acariens) se déplace avec elle, ce qui entraîne le déplacement de la faune de petits Hydrocanthares prédateurs, *Hydroporus* en particulier (larves et imagos).

Les larves de Chironomides sont également très abondantes dans la boue, accompagnées de certains de leurs prédateurs, telles les larves de *Enochrus* et *Helochares* (Hydrophilides).

La nourriture en tant que facteur de répartition

Ce problème se pose surtout au niveau des prédateurs aquatiques et sus-aquatiques.

L'abondance de la végétation phanérogamique et cryptogamique, la prolifération des algues, l'abondance des boues, font que les phytophages et les détritivores trouvent une quantité suffisante de nourriture tant dans les gouilles que dans les canaux.

Il faut souligner que le régime alimentaire est rarement strict. Des larves, telles celles de *Prionocera tursica (Tipulidae)*, enfouies dans le fond des Stations 6b, 7 et 7a, sont essentiellement détritivores, mais elles peuvent se dévorer entre elles si la densité de leurs populations est trop élevée.

Le tableau ci-dessous établit la liste des principaux consommateurs primaires de la tourbière. Les détritivores sont placés au même niveau que les phytophages, les deux régimes sont d'ailleurs souvent associés.

	Régime alimentaire en milieu aquatique	
	Phytophages	*Détritivores*
Collemboles	x	x
Larves d'Ephémères	x	x
Adultes d'Hydrophilides	x	
Larves et adultes de *Donaciinae*	x	
Larves et adultes d'Haliplides	x	
Larves d'Helodides	x	x
Larves de Limnophilides	x	x
Larves de Culicides	(x)	x
Larves de Chironomides	x	x
Larves de Tipulides		x
Larves d'Ephydrides	x	x
Têtards de *Rana temporaria*	x	x

Ces groupes constituent la principale source de nourriture pour les insectes prédateurs que nous avons étudiés. Leur biomasse peut être considérable, chez les Chironomides par exemple, compte tenu du volume restreint des milieux que nous étudions. Elle est faible, par contre, chez les Hélodides et les Ephydrides.

Les larves de Chironomides constituent la base de l'alimentation des prédateurs aquatiques de taille moyenne, larves et adultes des genres *Agabus*, *Ilybius*, et des larves d'Hydrophilides. Les adultes sont consommés par l'ensemble de la faune sus-aquatique, *Gerris*, *Velia*, *Dolichopodidae*, *Lycosidae* et *Pisauridae*, ainsi que par la faune aérienne, par les Odonates en particulier.

Il y a une étroite relation entre la présence des têtards de la grenouille rousse et celle des grands prédateurs aquatiques qui s'en nourrissent.

Nous examinerons plus en détail la nutrition des prédateurs sus-aquatiques, représentés par le genre *Gerris*, dont toutes les espèces ont le même régime alimentaire (fig. 40).

L'analyse de la faune au cours de l'année montre que trois espèces suffisent à assurer la subsistance d'une population normale de *Gerris* sur une gouille, soit *Podura aquatica*, les Chironomides [1] et *Macrosteles sexnotatus.*

Les larves de *Macrosteles* se développent dans les bords des sphaignes, et les adultes passent sur les plantes de la gouille et sur l'eau au moment où disparaissent *Podura* et Chironomides, c'est-à-dire pendant l'intervalle qui sépare deux générations de *Podura aquatica*, et pendant la vie larvaire des Chironomides.

En outre, le cannibalisme est intense au sein des populations de *Gerris*, les larves au dernier stade de leur développement (L. 5) et les adultes font une forte consommation de L. 1, L. 2, et parfois L. 3.

---

[1] L'ensemble des Chironomides étant considéré comme une espèce.

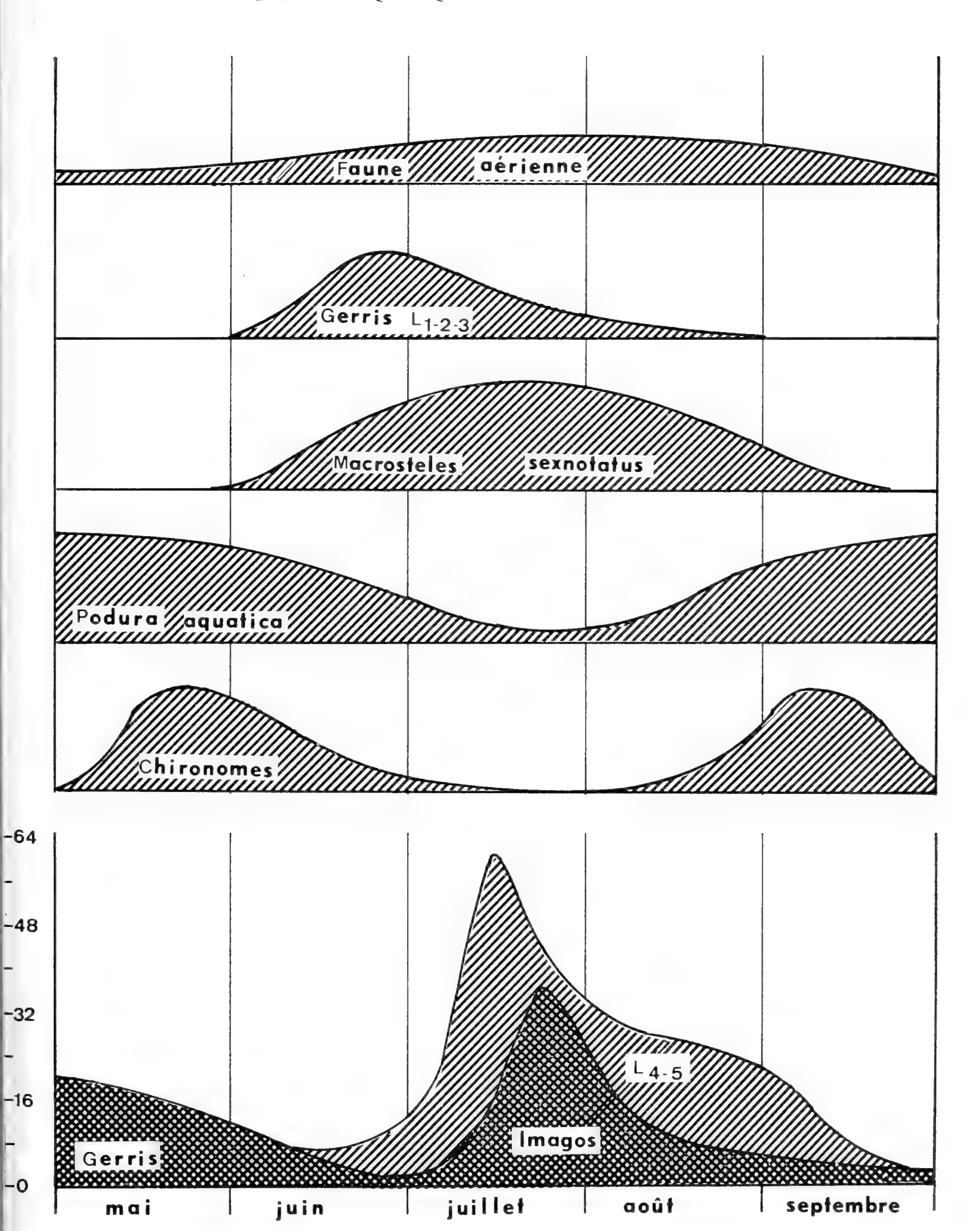


FIG. 40.

Variations des populations d'insectes qui constituent la nourriture des *Gerris*
Alors que les cinq courbes de la partie supérieure du dessin
ne constituent qu'une estimation de la biomasse,
la partie inférieure fournit une image exacte de la population des *Gerris*
sur la Station 5 en 1969.

Enfin, la faune ailée de la tourbière fournit continuellement des cadavres frais d'insectes: *Bibionidae*, *Empididae* au printemps, Lépidoptères et Odonates en été et en automne, mâles et femelles de fourmis, surtout *Myrmica ruginodis* et *M. scabrinodis* au moment des vols nuptiaux, *Tipulidae* toute l'année, qui se noient dans les gouilles, surtout en périodes de pluie et de vent. Les Odonates tombent dans l'eau au cours des combats sur les lieux de ponte et de chasse.

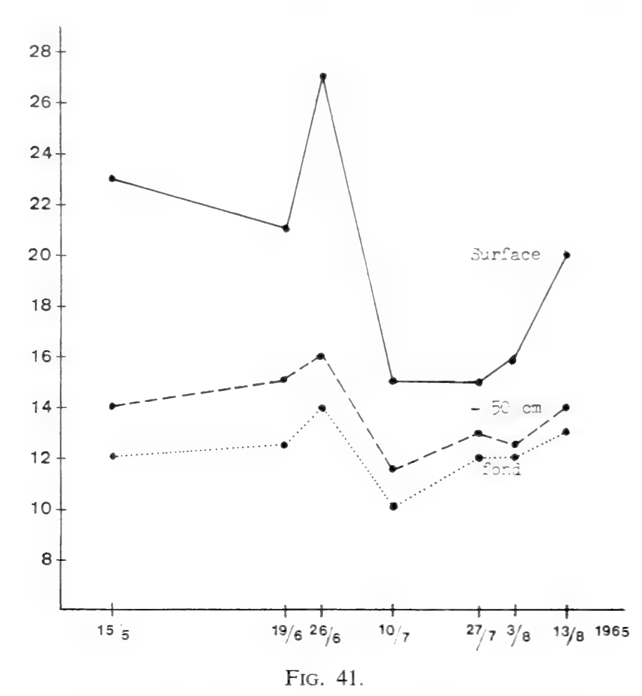


FIG. 41.
Variations de température dans un canal. (Canal 1c).

Les autres espèces de surface, *Velia currens* sur les canaux, *Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus*, *Ephydra* et *Hydrellia* sur les gouilles, se nourrissent également aux dépens de *Podura*, des Chironomides et de *Macrosteles sexnotatus*.

Les stations de la partie N.-O. et S.-O., c'est-à-dire des groupes 10, 11, 12, 13 et 14, ne présentent pas les conditions écologiques nécessaires à la présence de ces trois espèces. Ainsi, sur la Station 14, on n'observe qu'une faible population de *Podura aquatica*, qui vit essentiellement dans le bord de sphaignes et qui n'est donc guère disponible pour les prédateurs de surface. En outre, la population de Chironomes y est clairsemée, seules les Cicadelles occupent la strate herbacée.

Ce fait, ajouté aux conditions abiotiques (faible profondeur, élimination des grandes surfaces d'eau libre par le développement de *Sphagnum subsecundum* et

S. medium), ne permet pas la présence permanente des *Gerris* sur la station. C'est seulement au printemps, lors des hautes eaux, que l'on trouve des *Gerris* sur les gouilles susmentionnées.

Agabus et *Ilybius* y sont également assez rares, sauf *Agabus affinis*, de petite taille, qui se contente de peu d'eau et peut vivre aux dépens de la petite faune.

ETUDE DE QUELQUES STATIONS

Caractéristiques du Canal 1c (fig. 42)

La partie profonde des canaux de ce type reste plutôt froide durant toute l'année. Seule, une couche superficielle d'eau s'échauffe sous l'effet du soleil (fig. 41).

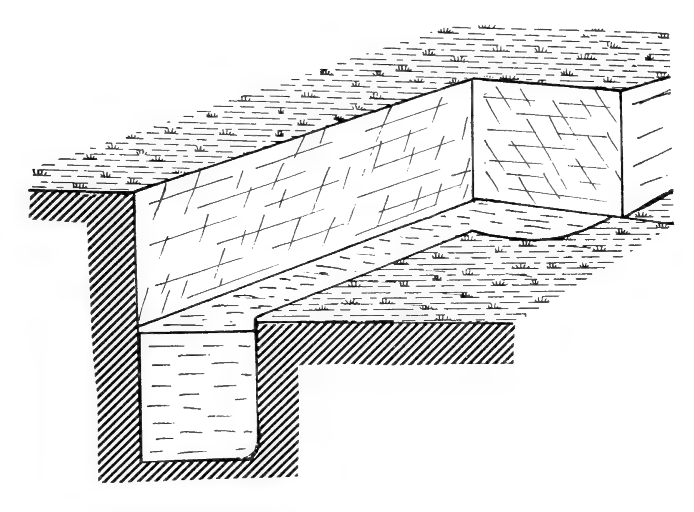


FIG. 42.
Vue en perspective et coupe transversale d'un canal profond.

En outre, la partie profonde est relativement obscure, car l'eau est chargée de fines particules de tourbe qui absorbent rapidement la lumière et limitent la visibilité à 30 cm de profondeur environ.

Ces canaux ne sont guère habités que dans leur partie supérieure. Seules, les larves de *Chaoborus crystallinus* De Geer peuvent occuper le bassin en profondeur. Considérées comme des éléments de la zone planctonique profonde (DUSSART, 1966), elles s'adaptent en outre à la pauvreté en oxygène du fond (SCHWERDTFEGER, 1963).

Bien que présentant un volume d'eau suffisant pour abriter des populations moyennement importantes de prédateurs aquatiques, tels *Notonecta glauca*, ou *Acilius sulcatus*, le Canal 1c n'abrite ces insectes que sporadiquement.

En effet, les grenouilles *(Rana temporaria)* ne pondent pas dans ce type de bassins, tout au moins au Cachot.

On peut noter toutefois la présence temporaire de *Acilius sulcatus*, de *Ilybius ater* et *I. fuliginosus*, de *Agabus bipustulatus* lorsque les larves de *Chaoborus* sont abondantes, au printemps et en automne.

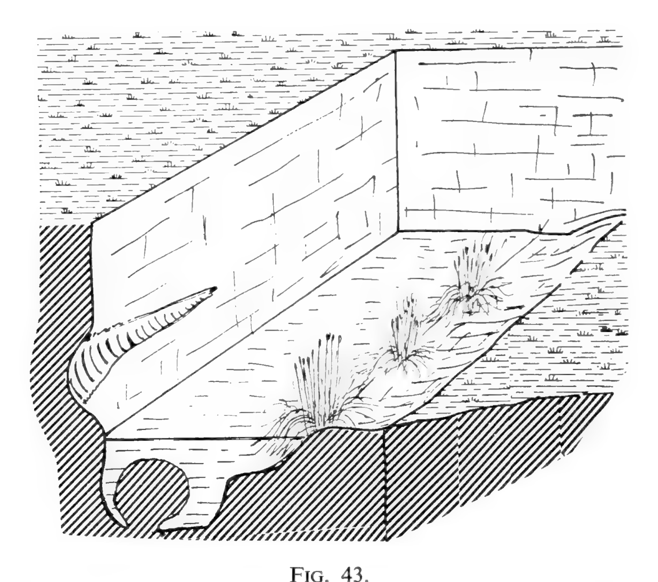


Fig. 43.
Vue en perspective et coupe transversale d'un canal peu profond.

Comme nous l'avons noté précédemment, la faune s'enrichit lorsque les utriculaires se développent, mais uniquement dans la strate qu'elles occupent.

La population de *Gerris* n'est pas très dense. La prédation des jeunes larves par les adultes est intense, car les larves ne trouvent pas d'abris le long des rives nues et abruptes.

Les diverses espèces de *Gerris* sont concurrencées avec succès par *Velia currens*, ce qui ne s'observe pas ailleurs.

Le cas extrême du canal profond est représenté par les crevasses pleines d'eau qui marquent l'affaissement de la tourbière aux environs de l'encoche Marguet. Elles sont situées dans la forêt de pins, et ne sont pratiquement jamais ensoleillées.

Seul, *Gerris lateralis*, forme aptère (caractéristique de ces milieux froids) en peuple la surface.

Les larves de *Aedes* s'y développent lentement à cause de la pauvreté du milieu et parce que l'eau reste froide toute l'année. L'éclosion a lieu en juillet ou en août.

Température de l'eau dans les crevasses:

	A 1,50 m de profondeur	*A 3 m de profondeur*
15 juin 1965	6°	4°
23 juillet 1965	7°	4°

Canaux peu profonds. Exemple : Canal 2

Ces canaux, qui résultent d'exploitations anciennes, sont en partie comblés par des mottes de tourbe détachées des murs d'exploitation qui les surplombent. Ainsi s'explique leur faible profondeur (fig. 43).

Nous n'avons jamais observé le Canal 2 à sec. Par contre, les variations de niveau y sont plus rapides que dans les canaux de l'encoche Marguet. L'alimentation secondaire en eau est assez faible. En outre, les terrains voisins sont drainés, donc rapidement asséchés, ce qui constitue une condition défavorable au maintien d'un niveau élevé.

Au printemps, la profondeur atteint 30 à 40 cm selon les endroits. Mais en été, à la suite du relèvement du fond (fig. 34), elle n'atteint plus que 10 à 20 cm.

La température varie plus rapidement en C. 2 que dans les canaux profonds. C'est l'ensemble de la masse d'eau qui se réchauffe ou se refroidit, de façon assez homogène (fig. 44).

En hiver, les canaux peu profonds gèlent jusqu'au fond.

La végétation des bords forme une ceinture ininterrompue de touffes de *Eriophorum vaginatum* et de massifs de *Carex canescens* et de *Agrostis canina.* Les feuilles mortes de ces plantes tombent dans l'eau en automne. Elles se décomposent très lentement et forment un abri pour les petits insectes et pour de nombreuses larves (fig. 37).

Les algues filamenteuses prennent un développement considérable quand le fond se relève.

Les grenouilles ne pondent pas dans le Canal 2 qui, de par son exposition au nord, ne reçoit que peu de soleil au printemps.

De ce fait, la fonte de la glace est tardive, et les grenouilles occupent déjà d'autres lieux de ponte quand elle intervient.

Par conséquent, les grands prédateurs ne viennent que rarement dans la station à l'état adulte. Nous avons toutefois noté, en 1965, la ponte de *Acilius sulcatus* et *Dytiscus marginalis,* alors que le niveau était haut.

Neuf larves d'*Acilius* et une larve de *Dytiscus* se sont développées normalement et ont donné des adultes.

Par rapport à la faune des canaux profonds, celle qui occupe C. 2 est nettement plus riche. Les insectes sus-aquatiques, comme *Gerris*, sont plus nombreux. En effet, leurs larves I et II trouvent un abri dans les herbes plongeantes des bords, ce qui les soustrait partiellement à la prédation exercée par les adultes.

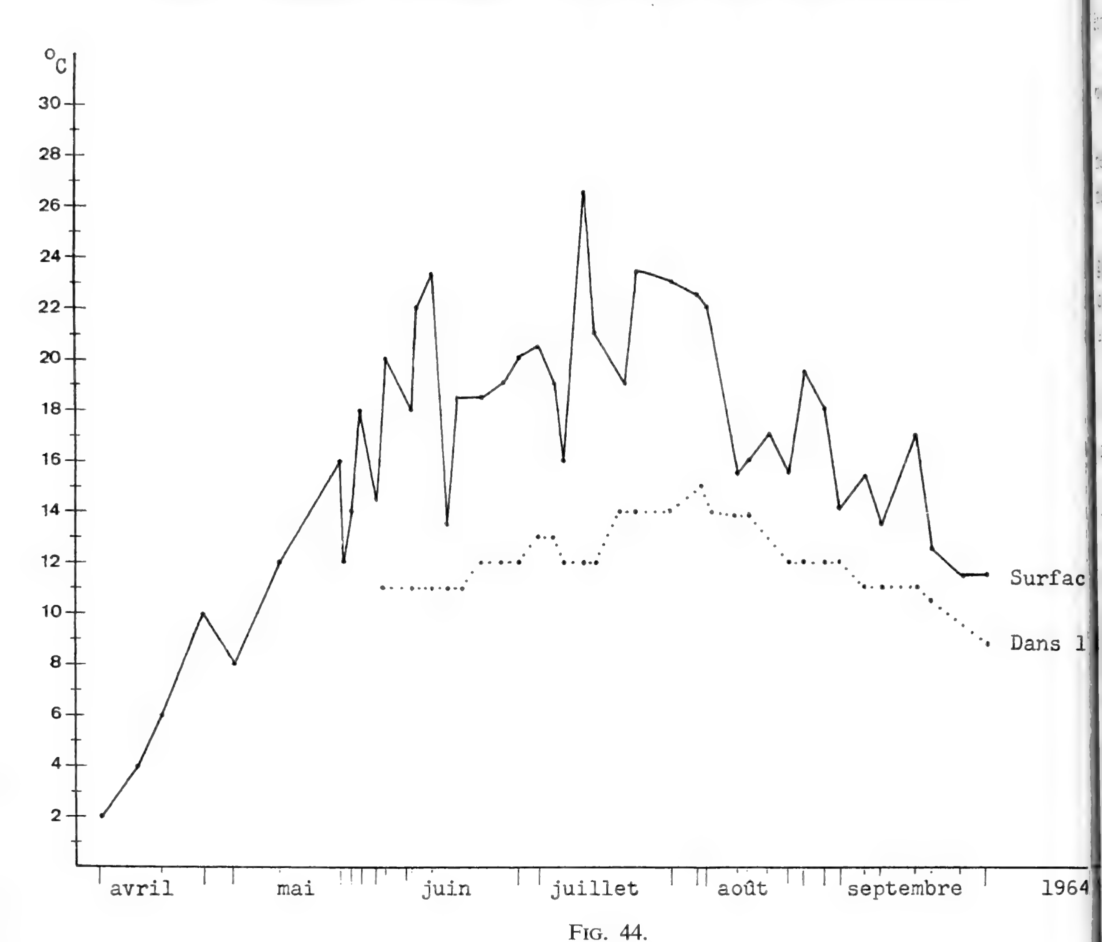


Fig. 44.
Variations de température dans un canal peu profond (Canal 2).

Dans ce même milieu (herbes plongeantes), on peut noter la présence d'une abondante communauté de Dytiscides de tailles petite et moyenne, parmi lesquels dominent *Hydroporus palustris* et *H. erythrocephalus*.

Agabus sturmi, *A. bipustulatus*, *Ilybius ater* et *I. fuliginosus* sont les plus grands carnassiers qui habitent en permanence dans le Canal 2.

Le développement des algues filamenteuses, favorisé par l'absence des têtards, entraîne la présence d'une abondante population de *Haliplus ruficollis*.

Les Hydrophilides sont rarement abondants, les petites espèces étant liées plus particulièrement au haut marais. On peut noter toutefois un enrichissement temporaire lors de l'assèchement des gouilles.

Seul, *Hydrobius fuscipes*, le plus grand Hydrophilide de la tourbière, semble être une forme « caractéristique » des canaux peu profonds.

Il faut signaler en outre d'importantes populations de larves de *Neuronia ruficrus*, dont les fourreaux recouvrent le fond à certaines époques de l'année.

Aeschna cyanea pond dans la boue humide, mais les abondantes jeunes larves ne fournissent qu'un ou deux adultes chaque année, et souvent aucune éclosion ne se produit.

En résumé, les conditions écologiques de C. 2 sont comparables à celles des gouilles les plus profondes, la Station 5 par exemple, à ces deux importantes différences près que le Canal 2 n'est jamais à sec, et que les sphaignes en sont absentes.

Canaux mixtes. Exemples : Canal 11 et mare Pochon

Ils allient les caractéristiques écologiques des deux types que nous venons de décrire (fig. 45).

La présence de zones de différentes profondeurs entraîne un enrichissement très net de la faune. Nous avons recensé 49 espèces aquatiques dans les canaux mixtes, contre 20 dans les canaux profonds et 28 dans les canaux peu profonds.

Les points importants de l'écologie des canaux mixtes sont les suivants:

a) Les grenouilles y pondent régulièrement. Les œufs sont déposés près du bord, dans une faible profondeur d'eau, où la température est plus élevée. Les jeunes têtards y demeurent jusqu'à la résorption des branchies. C'est seulement après qu'ils passent en eau plus profonde.

b) La zone proche des bords offre les caractéristiques des canaux peu profonds.

c) La grande surface des stations entraîne un enrichissement en espèces de la faune sus-aquatique.

d) La strate à utriculaires existe dans les stations ensoleillées comme la mare Pochon. Elle est remplacée par des radeaux d'algues filamenteuses dans les canaux ombragés, comme C. 11. Leur développement est toutefois fortement entravé en début d'année par la présence des têtards qui s'en nourrissent.

e) Les bords en pente douce sont bordés par une ceinture de touffes de *Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *Molinia coerulea* et *Agrostis canina*, comme en C. 2.

La zonation [1] se poursuit d'ailleurs sur le bord. Elle est déterminée par le degré d'imbibition du sol. Au voisinage immédiat de l'eau, la tourbe a l'aspect

[1] Nous employons le terme de zonation, bien qu'il ne figure pas dans les dictionnaires. Cependant, son usage semble admis par les écologistes (Lemée, 1967; Kühnelt, 1969).

d'une boue très fluide. Elle est recouverte par un film d'eau. Selon la pente des bords, elle a une largeur de 10 à 100 cm.

Il s'y rassemble une faune caractéristique, dont l'élément principal est constitué par les *Dolichopodidae*, c'est pourquoi nous lui donnons le nom de *zone à*

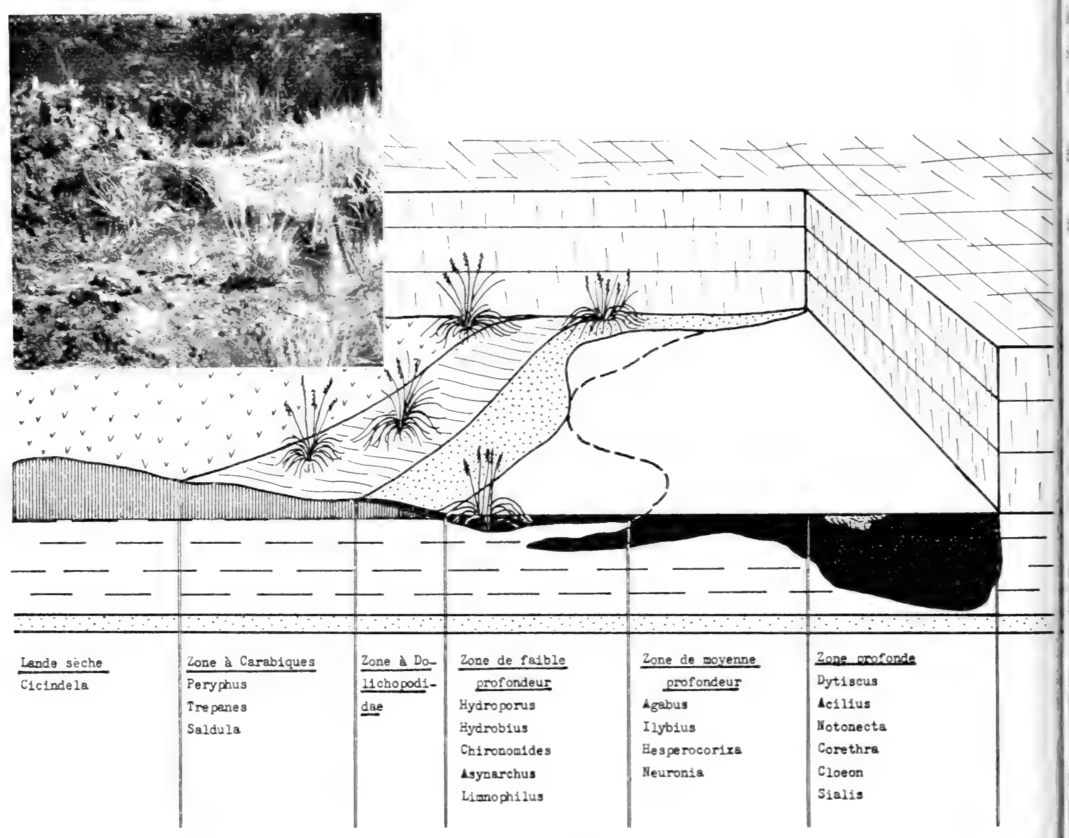


FIG. 45.
Zonation dans un canal mixte (Canal 11).

Dolichopodidae. Ces Diptères s'y rassemblent en foule lorsque le soleil en échauffe la surface, et que la température approche de 30°. On peut compter alors des centaines de *Dolichopodidae* sur de petits espaces, où ils se livrent à de rudimentaires danses nuptiales. Lorsque le vent souffle, lorsque le soleil est voilé ou quand il fait froid, ils se réfugient dans les strates herbacée et arbustive du haut marais.

En arrière de la *zone à Dolichopodidae*, on trouve une bande de tourbe humide en permanence, mais non recouverte d'une pellicule d'eau. Elle est peuplée par des touffes de Graminées et de joncs, entre lesquelles le sol est nu. Elle est plus ou moins large, selon l'inclinaison du terrain. Une communauté

formée par *Saldula saltatoria* et plusieurs espèces de Carabiques est caractéristique de cette zone, que nous avons appelée *zone à Carabiques et à Saldula* (en fait, *Peryphus rupestris* et *Saldula saltatoria* suffiraient à eux seuls à la caractériser).

En arrière commence la lande de dégradation, couverte essentiellement de *Calluna vulgaris* et *Vaccinium uliginosum*. Ces plantes forment des massifs irréguliers entre lesquels le sol est dégagé. Ces surfaces, généralement sèches, qui s'échauffent fortement au soleil, constituent le biotope d'élection de *Cicindela campestris*. Les larves y creusent leurs terriers, et les adultes y chassent.

Il est clair que le cloisonnement entre ces différents territoires n'est pas étanche. Ce sont des zones préférentielles pour les insectes cités ci-dessus.

En outre, il faut noter qu'elles se déplacent avec le niveau de l'eau, mais en respectant toujours la même disposition.

Corrélation entre les différences de niveau dans les gouilles et la zonation

En décomposant les variations de niveau de façon quelque peu arbitraire, on observe dans les gouilles du *Sphagnetum medii* ce que nous pourrions appeler une « zonation dans le temps », alors que dans les canaux, il y a une « zonation dans l'espace ».

Lorsque l'eau remplit les stations du haut marais, les conditions écologiques qui y règnent sont comparables à celles des zones de faible ou moyenne profondeur (fig. 46.1).

Lorsque l'eau est à son plus haut niveau, les *Corixidae* s'arrêtent dans les gouilles, ainsi que les grandes espèces d'*Agabus*. Nous avons aussi observé de brèves incursions d'individus isolés d'*Acilius sulcatus*.

Peu à peu, le niveau descend, tandis que des flocons de boue commencent à se grouper en surface. *Podura aquatica* peuple en grand nombre ces radeaux sur lesquels quelques *Dolichopodidae* commencent à se poser (fig. 46.2).

Lorsque la boue s'étend en une couche continue sous la surface (fig. 46.3), les *Dolichopodidae* deviennent extrêmement nombreux. La faune sus-aquatique régresse, les *Gerris* en particulier.

La boue s'épaissit à mesure que le niveau descend. Des brins de sphaignes restent accrochés aux tiges des *Carex* et des *Scheuchzeria*, et se dessèchent (fig. 46.4)

Les *Dolichopodidae* sont encore nombreux, mais on voit apparaître *Saldula saltatoria*, toujours en petit nombre. Les Carabiques descendent des replats dans les gouilles, si bien qu'on retrouve les caractéristiques de la zone à Carabiques et *Saldula*, les espèces du genre *Peryphus* et *Trepanes* étant remplacées par celles du genre *Agonum*.

Lorsque la croûte I est formée (éventuellement les croûtes II et III), on observe toujours *Agonum*, qui prospecte le fond, en compagnie de *Formica rufa*.

prédateur principal des espèces aquatiques lorsque le fond des gouilles est asséché (fig. 46.5).

C'est également à ce moment que *Cicindela campestris* pousse de brèves incursions dans les stations du centre, à partir des landes bordières.

Une certaine homologie s'impose donc entre les canaux et les gouilles, basée sur la succession des peuplements d'insectes. Mais, tandis que, dans les canaux, tous les stades sont simultanés, dans les gouilles, ils se succèdent dans le temps et correspondent aux différents stades d'assèchement des stations.

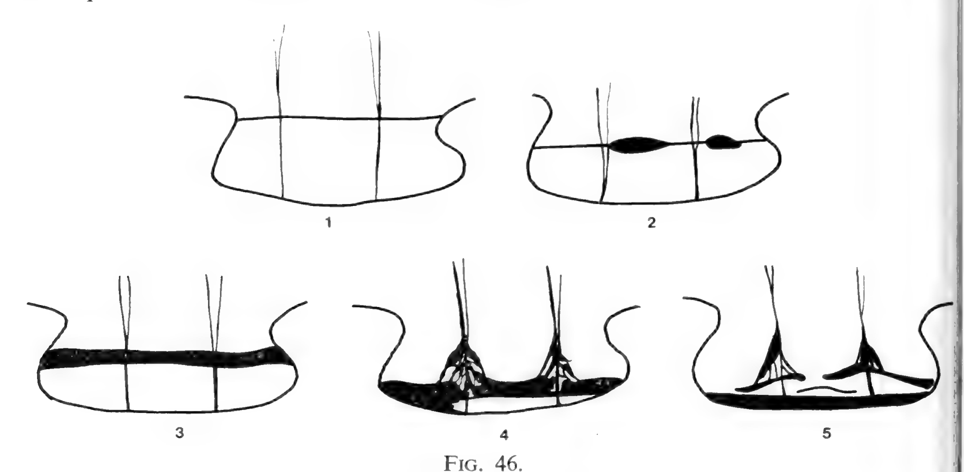


FIG. 46.

Succession des zones dans les gouilles.
en rapport avec la montée des boues et avec l'assèchement.
1. Zone de faible et moyenne profondeur; 2-3. Zone à *Dolichopodidae*; 4. Zone à Carabiques et à *Saldula*; 5. Passage des insectes des replats dans la gouille. (Surtout *Formica rufa*).

Gouilles du haut marais

Nous considérerons deux stations, d'aspects très différents, la Station 5 et la Station 14. La première représente le type même de la gouille centrale, occupée par *Carex*, *Scheuchzeria* et *Sphagnum cuspidatum*. La deuxième correspond au type de la gouille à *Trichophorum caespitosum*. Les différences dans leurs compositions floristiques sont grandes, ce qui se traduit par la position respective de chacune d'elles dans la classification des stations selon la méthode de Mountford (fig. 22 et 23).

Les gouilles du *Sphagnetum medii* appartiennent toutes, plus ou moins nettement, à l'un ou à l'autre de ces deux types.

Stations 5 (fig. 47)

Elle est située dans la région centrale de la tourbière. Si elle est bien exposée au soleil matinal, la station est par contre partiellement ombragée au cours de l'après-midi.

La lumière pénètre jusqu'au fond quand l'eau n'est pas encombrée par les boues.

La faible profondeur de la masse d'eau explique la température assez homogène qui règne dans la gouille quand l'eau est libre. C'est seulement en cas de réchauffements brusques que l'on peut mesurer jusqu'à 4° de différence entre la surface et le fond.

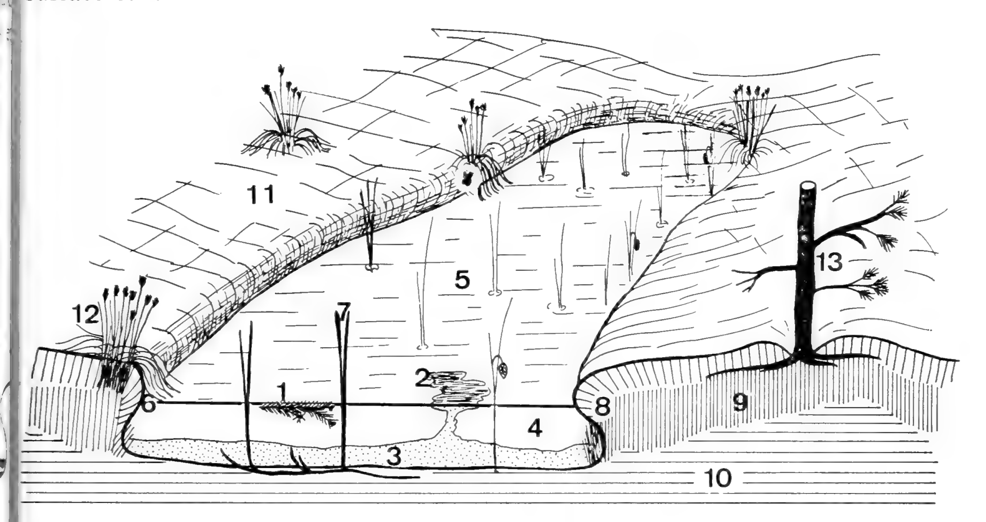


FIG. 47.

Vue en perspective et coupe transversale de la Station 5.
1. *Sphagnum cuspidatum*; 2. Boue flottante; 3. Boue du fond; 4. Eau libre; 5. Surface de l'eau; 6. Feuilles d'*Eriophorum vaginatum* formant abri; 7. *Scheuchzeria palustris*; 8. Bord de Sphaignes (couche vivante); 9. Sphaignes mortes; 10. Tourbe en formation; 11. Replat; 12. Touffe d'*Eriophorum vaginatum*; 13. Pin.

La profondeur joue naturellement un rôle, en ce sens que lorsque la couche d'eau est faible, elle est plus fortement échauffée, et d'une façon plus homogène, que si le niveau est à son maximum.

Lorsqu'il fait du soleil, on constate toutefois qu'une mince couche d'eau, de 1 cm environ, est plus chaude que le reste de la masse. Au cours de l'été, on peut y noter des pointes de températures de 34°. Par mauvais temps, la température y est beaucoup plus homogène.

Des mesures régulières faites dans la vase et dans la tourbe du fond des gouilles montrent que les variations de température y sont très atténuées (fig. 48).

Lorsque la gouille est à sec, la température peut s'élever fortement sur la croûte primaire (40° et plus), mais elle varie peu en profondeur, la tourbe humide formant une bonne isolation.

Lorsque la neige recouvre la tourbière, la température ne descend pas au-dessous de 0° dans les milieux où les insectes hivernent, c'est-à-dire dans les bords et dans le fond.

La montée des boues modifie le microclimat. Lorsqu'elles forment une couche continue et épaisse en surface, elles interceptent les rayons du soleil. Le fond de la station ne reçoit plus qu'une lumière tamisée et il ne s'échauffe plus

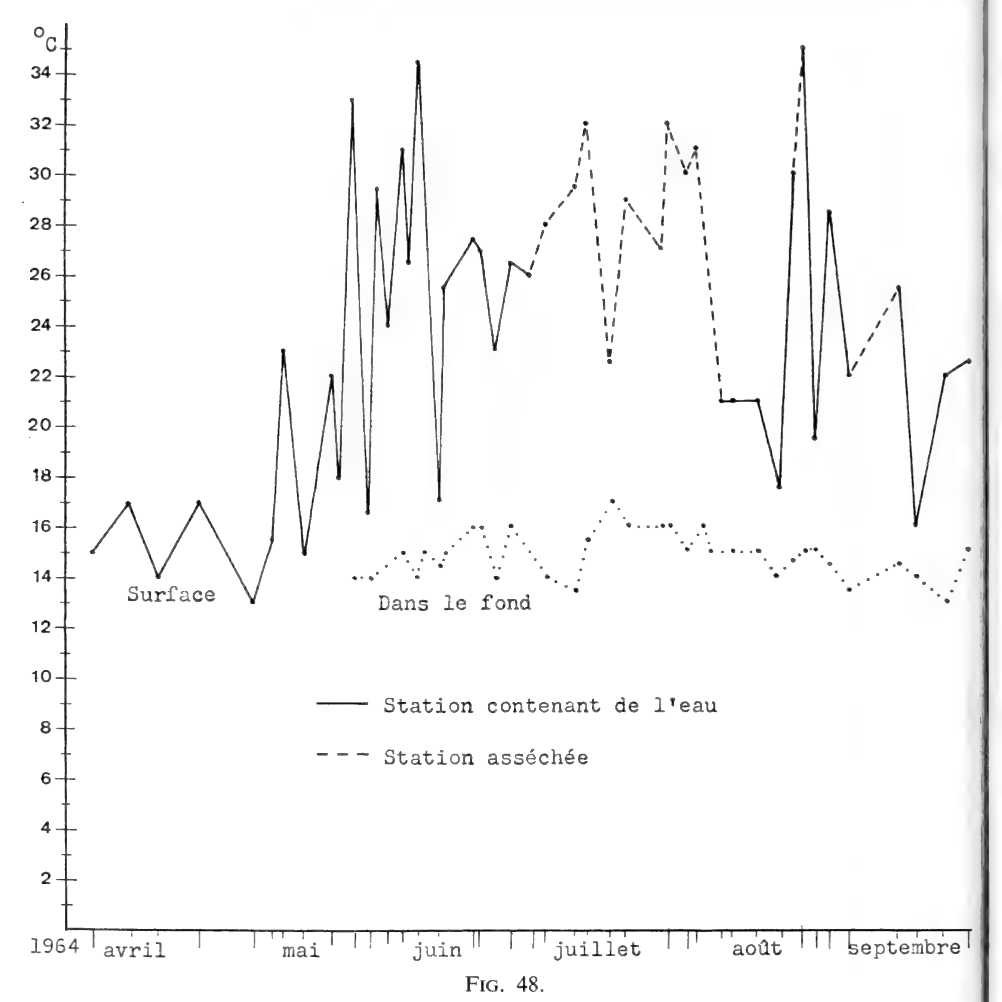


FIG. 48.

Variations de température dans la Station 5.

que lentement au cours de la journée. Il se refroidit également plus lentement (fig. 49).

La répartition des températures influence la distribution de certains éléments de la faune, *Crenitis punctatostriata* et *Enochrus* en particulier.

Les petits prédateurs, *Hydroporus*, *Agabus*, sont plus actifs quand il fait chaud, mais ils sont nettement moins sensibles aux différences de températures que les Hydrophilides.

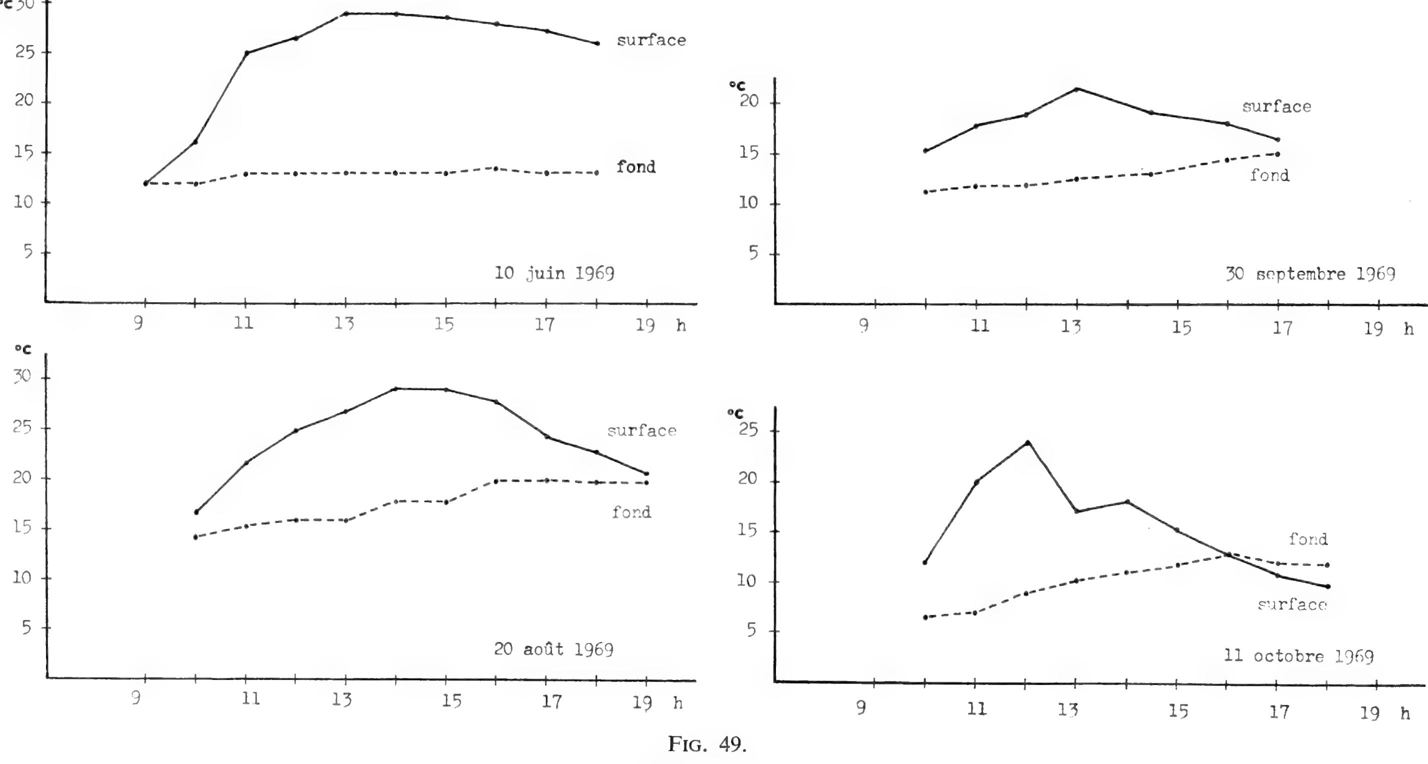


FIG. 49.
Evolution de la température journalière dans la Station 5.

Ils sont liés à la boue où ils trouvent leur nourriture, mais ils n'y demeurent pas obligatoirement.

Les bords de la Station 5 abritent, outre la communauté d'espèces dont nous avons déjà parlé *(Podura aquatica, Hebrus ruficeps, Macrosteles sexnotatus)*, deux Hydrophilides: *Helochares lividus* et *Anacaena limbata*, qui se nourrissent essentiellement aux dépens des radicelles des plantes qui poussent sur le bord de la station *(Calluna, Vaccinium, Carex)*.

Podura aquatica et *Hebrus ruficeps* passent sur la surface de la gouille quand la boue est en surface. Ils s'y trouvent en même temps que les *Dolichopodidae* qui s'en nourrissent.

Les larves I et II de *Gerris* colonisent une zone proche des bords, et *Anacaena*, plus que *Helochares*, passe également dans la boue et sous la surface de l'eau, mais sans s'éloigner beaucoup des bords.

Nous avons déjà dit qu'à notre avis la délimitation du milieu aquatique sur le haut marais paraît quelque peu arbitraire.

Pour certaines espèces, pour les larves en particulier, il n'y a pas de délimitation tranchée entre le fond de la Station 5 et les replats à *Sphagnum recurvum* (fig. 21).

La texture assez lâche des tapis de sphaignes permet aux insectes de s'y déplacer sans difficultés. C'est le cas, en particulier, des larves de *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora artica*. Les pontes sont déposés à la surface de l'eau ou sur les bords de sphaignes humides. On trouve de jeunes larves dans les gouilles, mais, par la suite, la majorité d'entre elles disparaît dans les replats (nous en avons capturé dans des pièges à Carabiques) pour réapparaître dans les gouilles ou à leur voisinage immédiat au moment de l'éclosion. Certains individus peuvent d'ailleurs éclore au milieu des replats, à plusieurs mètres de toute eau libre.

Les larves de Tabanides et de Tipulides se comportent également de cette façon.

L'abondance de la faune sus-aquatique dépend de la surface de la mare, de l'étendue de l'eau libre et de la quantité de nourriture à disposition. Dès le mois de mai, tous les *Gerris* sont concentrés sur les gouilles du centre.

Hydrophorus albiceps et *H. nebulosus* occupent également les grandes gouilles. Leur abondance est inversement proportionnelle à celle des *Gerris*. Sur les petites stations, on trouve des populations assez dense de *Ephydridae*.

En conditions normales, c'est-à-dire quand les gouilles contiennent de l'eau, il est possible de distinguer plusieurs communautés d'espèces liées à des biotopes différents (pp. 460 et 461).

Station 14

Elle est située dans la partie N.-O. du *Sphagnetum medii* (fig. 50).

Ses bords sont jalonnés par des touffes de *Trichophorum caespitosum*, qui s'établissent également dans les parties les moins profondes du bassin. Entre les

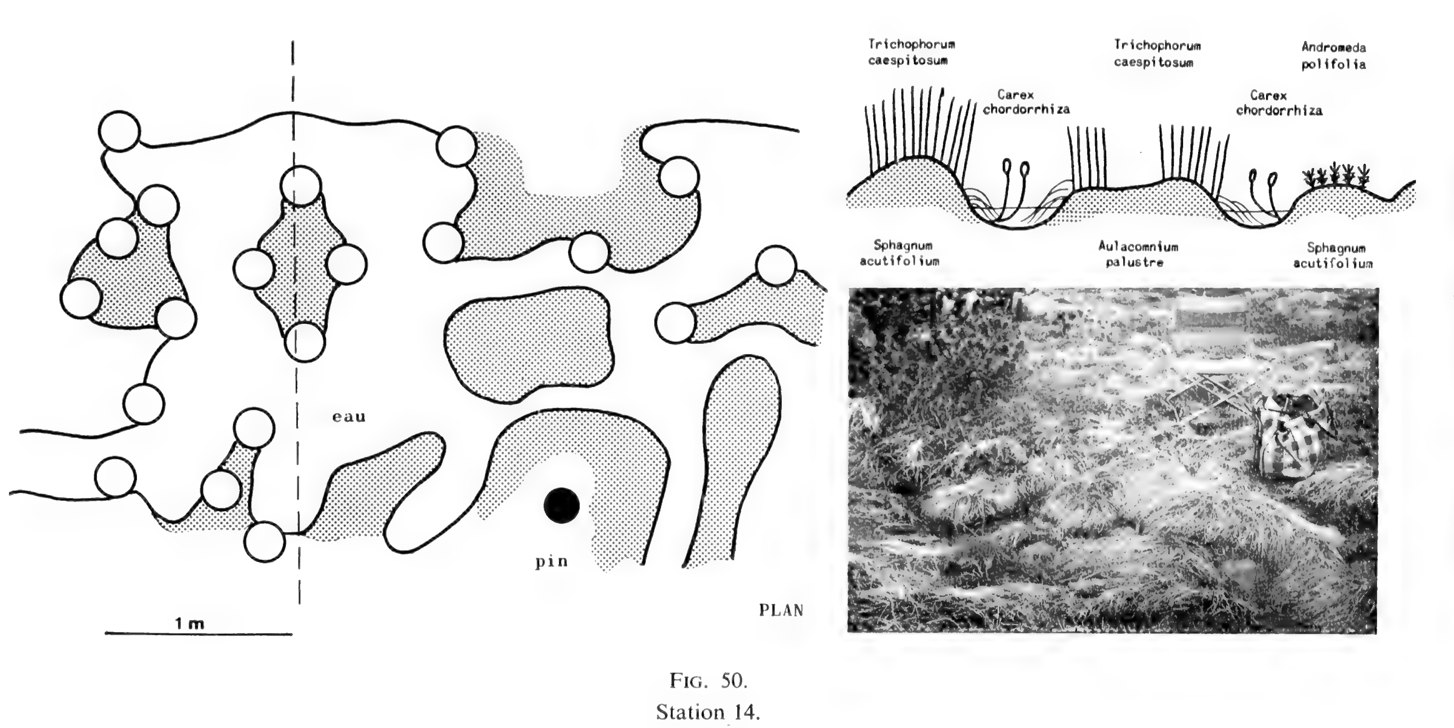


FIG. 50.
Station 14.

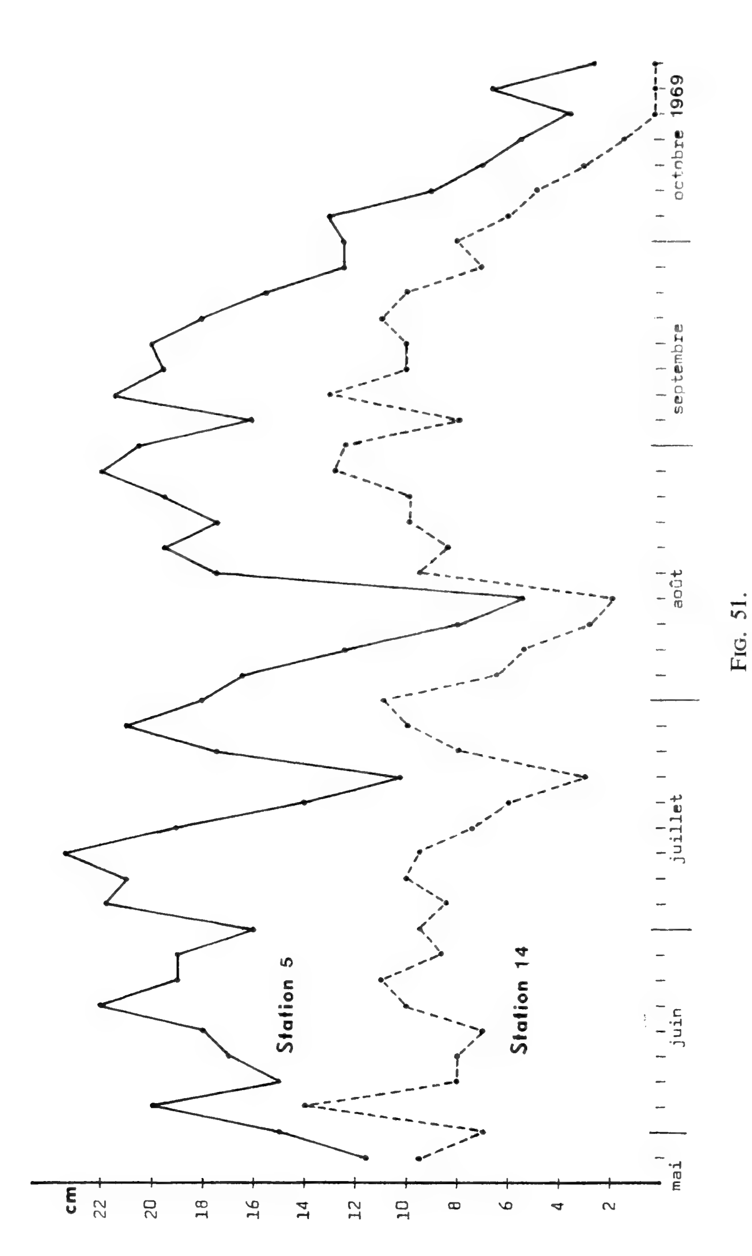


FIG. 51.
Variations de profondeur dans les Stations 5 et 14.

touffes, on trouve des buttes de *Sphagnum acutifolium* et d'*Aulacomnium palustre*, si bien que cette vaste station est en fait composée de plusieurs petits bassins peu profonds.

En outre, dès le mois de juin, *Sphagnum subsecundum* et *S. medium* se développent sur le fond et éliminent partiellement l'eau libre. Leur tapis est percé par les feuilles de *Menyanthes* et *Carex*, qui permettent l'éclosion des Odonates.

Les bords sont occupés par les feuilles mortes de *Trichophorum* tombées dans l'eau tout en restant attachées à la touffe par leur base (fig. 36). Pendant les périodes sèches, c'est sous cet abri et dans le fond que se regroupe la faune.

La profondeur moyenne est de 5 à 8 cm selon que l'année est humide ou sèche.

Pendant les années sèches, la Station 14 et les autres gouilles de la partie N.-O. du *Sphagnetum medii* sont à sec dès la mi-mai, et les pluies ne les remplissent que temporairement.

Au cours des années humides (1969), les variations de niveau sont très semblables à celles des stations centrales (fig. 51).

La température dans cette masse d'eau peu profonde est plus homogène que dans la Station 5, elle varie aussi plus rapidement.

La faune de la Station 14 est réduite par rapport à celle de la Station 5. Les insectes sus-aquatiques ne s'y trouvent qu'occasionnellement, et seulement en avril et au début de mai.

Hydroporus notatus et *H. obscurus* forment l'essentiel de la faune prédatrice.

Crenitis punctatostriata est peu abondant.

Par contre, la communauté d'espèces des bords de sphaignes est très bien représentée. *Anacaena limbata* et *Helochares lividus* forment ici des populations plus nombreuses que dans les stations centrales.

Aeschna juncea pond dans cette partie de la tourbière. En 1969, nous avons observé 11 éclosions de cette espèce dans la Station 14.

Ces gouilles peu profondes sont également favorables au développement des larves de Tipulides. Les adultes forment des populations importantes dans la strate herbacée au-dessus de l'eau, et les larves peuvent être très nombreuses dans les sphaignes des bords et du centre, ainsi que dans le fond quand les sphaignes se dessèchent.

Influence des facteurs écologiques sur la biologie des espèces

Biologie des espèces

Les cycles de développement des insectes de la tourbière peuvent être répartis en quatre catégories principales:

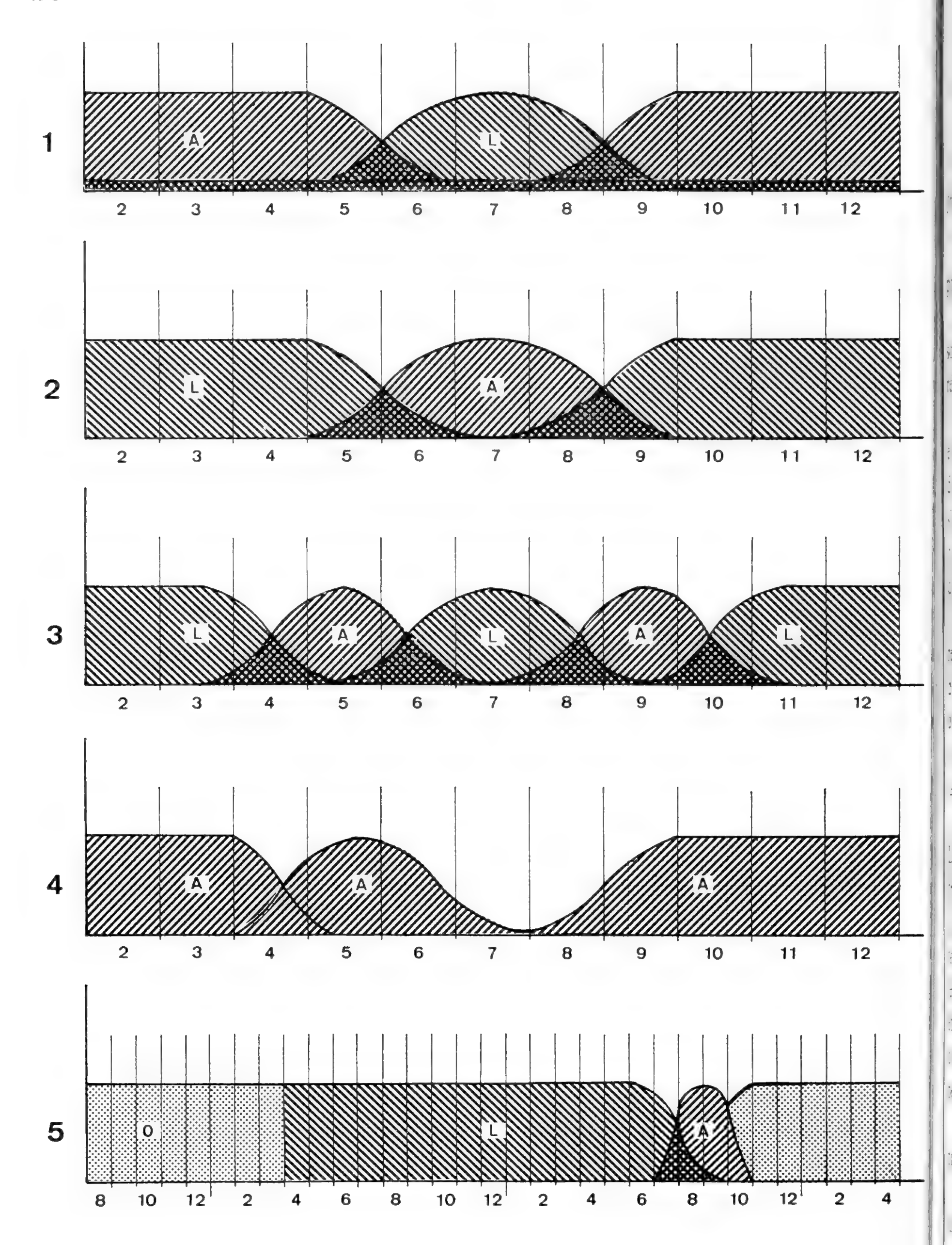


Fig. 52.

Cycles de développement des insectes.
O = œufs; L = larves; A = adultes.

1. Une génération par année. Les adultes hivernent (fig. 52.1).
2. Une génération par année. Les œufs ou les larves hivernent (fig. 52.2).
3. Deux générations par année (fig. 52.3-4).
4. Une génération bisannuelle (fig. 52.5).

Ire catégorie

Ce cycle de développement s'observe chez les Coléoptères (sauf les Hydrophilides), chez les Hétéroptères et chez *Hydrophorus* (Diptères).

Les adultes passent l'hiver, soit dans le fond ou dans les bords des stations, soit dans les replats avoisinants. Les Dytiscides peuvent sortir de l'eau pour se réfugier sous des mottes de tourbe ou sous des souches.

Les Géocorises ne s'immergent jamais pour hiverner. *Velia currens*, par exemple, s'introduit dans les crevasses du mur de tourbe, à 10-20 cm au-dessus du niveau de l'eau. Les *Gerris* procèdent de la même façon, mais ils peuvent aussi s'enfouir dans la mousse du *Sphagno-Mugetum*, loin de l'eau. Seuls, les adultes hivernent. Les larves, que l'on peut encore observer en automne, périssent lors des premiers grands froids.

Les premiers couples de *Gerris* se forment au début de mai et la période de reproduction se prolonge jusqu'à fin juin. Les adultes disparaissent dès le mois de juillet. Les populations de larves apparaissent dès le mois de juin. Les adultes qui en sont issus s'observent dès la seconde quinzaine d'août.

Il y a relativement peu de recouvrement entre la population hivernante et la nouvelle génération.

La plupart des auteurs (POISSON, 1924; von MITIS, 1937; SOUTHWOOD et LESTON, 1959) ont observé deux générations par année chez *G. gibbifer*, *G. lacustris*, *G. odontogaster*, et une seulement chez *G. lateralis*.

En laboratoire, nous avons également obtenu deux générations pour *G. gibbifer* et *G. lacustris*, par une température constante de 20°. Mais, dans la tourbière, les conditions climatiques sont très différentes. Les basses températures nocturnes et les périodes de mauvais temps, au cours desquelles les insectes cessent pratiquement de se nourrir, ralentissent le rythme de développement des larves et ne permettent qu'une génération annuelle.

En principe, les adultes ne se reproduisent pas avant l'hiver, mais il y a probablement des exceptions, car on peut trouver de jeunes larves jusqu'en octobre.

Les *Gerris* sont très sensibles à l'apparition des premiers froids, leurs populations se raréfient sur les stations dès le début d'octobre.

Par contre, quelques individus de *Notonecta*, *Hesperocorixa*, *Dytiscus* et *Acilius* restent actifs sous la glace et nous les avons observés jusqu'à mi-décembre. Ils viennent respirer dans les petites surfaces d'eau libre de glace, près des bords.

Quelques Coléoptères n'obéissent pas exactement à ce cycle; *Agabus bipustulatus* et *Haliplus ruficollis*, par exemple, peuvent hiverner à l'état adulte ou au

dernier stade larvaire. Dans ce cas, la nymphose a lieu au début de mai. Les imagos éclosent peu après et viennent renforcer les effectifs de la population hivernante (fig. 52.1 et p. 501).

2e catégorie

Le second cycle est le plus fréquent parmi les insectes de la tourbière. On l'observe chez les Plécoptères, chez la plupart des Hydrophilides, chez les Trichoptères, chez les Diptères (à l'exception du genre *Hydrophorus*), chez les Homoptères et chez une partie des Odonates (Zygoptères, *Sympetrum*).

Les adultes apparaissent de juin à septembre, selon les espèces. Ils se reproduisent à la fin de l'été et meurent au début de l'automne. Chez les Trichoptères, les Hydrophilides, certains Tipulides et quelques Zygoptères, les œufs éclosent immédiatement et les larves passent l'hiver à leur 2e ou 3e stades. La nymphose a lieu au printemps suivant et l'éclosion des adultes survient moins d'une semaine après (fig. 52.2 et p. 501).

Chez les Homoptères et chez certains Tipulides, l'apparition des adultes est plus tardive. Les œufs éclosent au printemps suivant et le développement larvaire se poursuit au cours de l'année (p. 501).

Les adultes de *Aedes communis* apparaissent en mai ou juin, selon les années. La ponte est effectuée dans les petits canaux temporaires et les œufs n'écloront qu'au printemps suivant. Le développement des larves est extrêmement rapide (p. 501).

3e catégorie

Parmi les insectes de la tourbière, les Chironomides et *Podura aquatica* ont plus d'une génération annuelle (p. 501).

Chez les Chironomides, les larves passent l'hiver, et les adultes éclosent peu après que la neige a libéré les stations. Ils se reproduisent et meurent presque aussitôt. L'éclosion des œufs est rapide. Les larves de la deuxième génération se développent plus ou moins rapidement selon les conditions climatiques mais, à fin août ou au début de septembre, les adultes apparaissent en grand nombre. Ils pondent, les œufs éclosent, et les larves hivernent (fig. 52.3).

Podura aquatica est la première espèce à apparaître sur les stations au printemps et la dernière à disparaître. Elle reste active sous la neige. Les œufs sont probablement pondus dans les sphaignes. Les très jeunes larves n'apparaissent guère sur l'eau des gouilles. Dès le mois de mai, il y a des populations mélangées d'adultes et de larves âgées. Mais, en juillet, l'espèce est pratiquement absente, pour réapparaître en août. En hiver, on ne trouve que des adultes (fig. 52.4).

Il y a donc une génération printanière qui disparaît en été, et une génération automnale dont les adultes hivernent.

CYCLES DE DÉVELOPPEMENT

1

1968 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre .... 1969 Avril Mai Juin Juillet Août Septembre

Ponte . . Eclosion .... Imagos .... Hibernation des imagos .... Réapparition des imagos . . Ponte . . Eclosion . . Disparition des insectes hivernants . Imagos de la nouvelle génération ... (Coléoptères, Hétéroptères)

Ponte . . . Eclosion .... Hibernation des larves au dernier stade .... Nymphose . Imagos . Ponte . . Éclosion . . Disparition des adultes ..... *(Agabus, Haliplus)*

2

1968 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre .... 1969 Avril Mai Juin Juillet Août Septembre

Nymphose . Imagos . Ponte . Eclosion .... Hibernation des larves II ou III .... Nymphose . Imagos ..... (Hydrophilides)

Fin du développement larvaire . . Nymphose . Imagos . Ponte . Eclosion .... Hibernation des larves II ou III .... Fin du développement larvaire . . Nymphose . Imagos . Ponte . Eclosion . . . (Trichoptères)

2

1968 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre .... 1969 Avril Mai Juin Juillet Août Septembre

Imagos . Ponte .... Hibernation des œufs .... Eclosion . Développement larvaire . Imagos . Ponte . . . (Homoptères)

2

1968 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre .... 1969 Avril Mai Juin Juillet Août Septembre

Imagos . . Ponte .... Hibernation des œufs .... Eclosion . . . Développement larvaire . . . . Nymphe . Imagos . Ponte... (Certains Tipulides)

2

1968 Mars Avril Mai Juin .... 1969 Mars Avril Mai Juin

Eclosion . . Nymphose . Imagos . Ponte .... Hibernation des œufs .... Eclosion . . . Nymphose . Imagos . Ponte . . . *(Aedes communis)*

3

1969 Mars Avril Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre Novembre .... 1970 Mars Avril

Imagos . . Ponte . . Développement larvaire . . Imagos . Ponte . . Développement larvaire . . . . Hibernation des larves au dernier stade .... Imagos . . . (Chironomides)

4

1969 Mars Avril Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre Novembre .... 1970 Mars Avril Mai

Ponte . . Développement larvaire et disparition des adultes hivernants . Imagos . Ponte . Développement larvaire . Imagos .... Hibernation des adultes .... Ponte . . . *(Podura aquatica)*

5

1967 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre Novembre .... 1968 Mai Juin Juillet Août Septembre Octobre ..... 1969 Mai Juin Juillet

Imagos . Ponte . Eclosion ..... Développement larvaire ..... Hibernation des jeunes larves .... Développement larvaire .... Hibernation des larves ..... Imagos . . . *(Leucorrhinia)*

Imagos . . . Ponte ...... Hibernation des œufs .... Eclosion . . . . Développement larvaire .... Hibernation des larves .... Eclosion . . *(Aeschna)*

4[e] catégorie

Le cycle de développement de la plupart des Anisoptères s'étend sur deux ans (fig. 52.5), *Sympetrum danae* et *S. vulgatum* faisant exception.

Selon les espèces, les échantillonnages nous fournissent des larves qui ont toutes à peu près les mêmes dimensions au même moment ou qui, au contraire, se classent dans deux groupes bien distincts selon leurs tailles. Dans le premier cas, les espèces sont annuelles. Les espèces, dont on trouve à la fois de grandes et de petites larves dans la même station, sont bisannuelles.

Chez les Odonates, les espèces printanières pondent en général des œufs qui éclosent immédiatement. Chez les espèces tardives, qui se reproduisent en août et en septembre, les œufs éclosent au printemps suivant (p. 501).

Les éclosions des espèces annuelles sont beaucoup plus groupées dans le temps que celles des espèces bisannuelles (fig. 53).

	Eclosion des œufs	*Durée du développement larvaire*
Pyrrhosoma nymphula	Immédiate	1 an
Coenagrion hastulatum	Immédiate	1 an
Coenagrion puella	Immédiate	1 an
Lestes sponsa	Retardée	1 an
Aeschna cyanea	Retardée	2 ans
Aeschna juncea	Retardée	2 ans
Cordulia aenea	Immédiate	2 ans
Somatochlora arctica	Immédiate ou retardée	2 ans
Libellula quadrimaculata	Immédiate	2 ans
Sympetrum danae	Retardée	1 an
Leucorrhinia dubia	Immédiate	2 ans

Chez les Aranéides, *Dolomedes fimbriatus* a également un développement bisannuel.

Influence des facteurs écologiques sur la reproduction des insectes et la survie des larves

Neige

La présence d'une forte couche de neige est un facteur favorable à la survie de la faune hibernante. Elle protège le sol du refroidissement. Nous avons dit que la température sous la neige se maintient aux alentours de 0°. Mais, lorsque de grands froids surviennent avant la couverture neigeuse, le sol gèle en profondeur. L'ensemble de la faune entomologique est alors fortement affecté.

La fonte tardive de la neige n'est pas un facteur de mortalité pour les insectes. Végétation et faune comblent assez rapidement leur retard par rapport aux années

normales. Il en résulte simplement un certain télescopage dans l'ordre de réapparition des espèces.

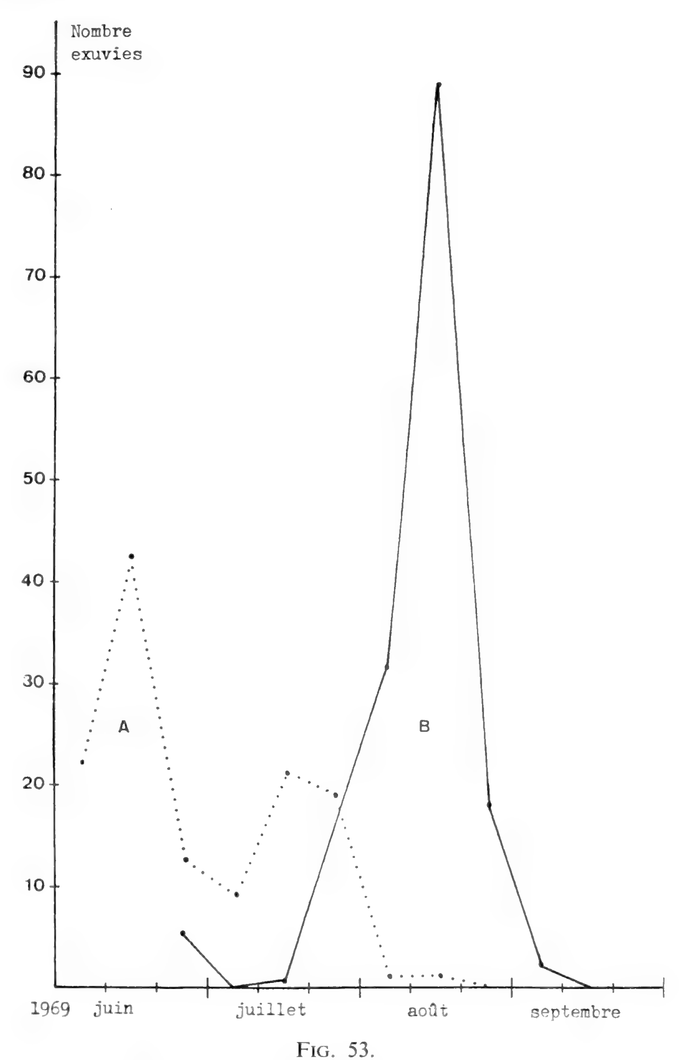


FIG. 53.
Eclosions de deux espèces d'Odonates en 1969.
A. *Somatochlora arctica* (espèce bisannuelle).
B. *Sympetrum danae* (espèce annuelle).

Température

Une température élevée contribue à accélérer l'assèchement des gouilles. Elle exerce aussi une action primordiale sur la rapidité du développement des œufs et des larves, sur le comportement des adultes pendant la période de reproduction et probablement sur leur fécondité.

Par exemple, chez *Gerris gibbifer*, le développement larvaire dure trente-cinq jours sur la Station S. 1, à une température moyenne de 15°. En laboratoire, le développement de la même espèce dure vingt-six jours, à une température moyenne de 20°.

La durée du développement de l'œuf varie dans les mêmes proportions.

Les adultes de *Aedes communis* éclosent normalement en mai. Mais, dans les crevasses d'affaissement, profondes et froides, les imagos n'apparaissent qu'en août.

Lorsque la température est élevée, les insectes sont très actifs dans l'eau et à la surface des stations.

Quand le soleil échauffe la couche superficielle de l'eau, on voit les Hydrophilides s'y rassembler en grand nombre, tandis qu'ils sont répartis dans l'ensemble des bassins lorsque la température est uniforme. Ce comportement a des répercussions importantes sur la reproduction de *Enochrus quadripunctatus*. La densité de peuplement de cet insecte n'est pas très forte, mais, lorsque l'ensemble de la population est groupée en surface, le rapprochement des sexes est facilité. En outre, les femelles pondent leurs œufs dans des cocons qu'elles fixent aux sphaignes flottantes. Cette activité ne se produit que si l'eau est plus chaude en surface.

L'activité de *Formica rufa* atteint son maximum entre 25° et 30°. Mais, si la température à la surface du dôme dépasse 45° à 50°, comme c'est souvent le cas en juillet et en août (maximum enregistré 66°), l'activité des fourmis est axée sur l'aération du dôme. Elles ferment les ouvertures dans la zone ainsi échauffée et ouvrent de vastes cheminées d'aération dans les taches d'ombre portées sur le dôme par les rameaux des pins. Elles déplacent ces ouvertures pour suivre les ombres. L'activité prédatrice de la fourmilière s'en trouve considérablement réduite, ce qui représente un facteur favorable à la survie de la faune aquatique, si les gouilles sont à sec à ce moment-là.

Par temps froid, l'activité des insectes est ralentie. Seuls, les Hétéroptères et les Dytiscides gardent une certaine activité et continuent à s'accoupler. Par contre, les migrations d'une mare à l'autre cessent. Lorsque les mois de mai et de juin sont froids et pluvieux, il en résulte un étalement des pontes qui, chez les Hétéroptères de surface, peut conduire à une diminution de la population adulte (p. 517).

Les basses températures nocturnes ne favorisent pas les déplacement des insectes. Nous pensons particulièrement aux *Corixidae*, dont les entomologistes français et britanniques ont observé les migrations (POISSON, R, RICHARD, G et RICHARD, G, 1957).

Insolation

Bien que la température et l'insolation soient deux facteurs écologiques étroitement liés, cette dernière peut tout de même exercer sa propre action sur le comportement de certains insectes.

L'envol des insectes aquatiques et sus-aquatiques, tels les Coléoptères et les *Gerris*, dépend de l'insolation. Si son intensité est suffisante, ces derniers s'envolent avec facilité, de même que *Saldula saltatoria*. Les Dytiscides et les Hydrocorises se hissent hors de l'eau en s'agrippant aux tiges des *Carex*. Lorsque la température est suffisante dans la strate herbacée (en principe supérieure à 20°), l'envol se déclenche. Sinon, les insectes restent accrochés aux herbes et finissent par regagner l'eau.

Chez les Hydrophilides *(Crenitis, Enochrus)*, l'envol dépend de trois éléments:

— de la température superficielle élevée de l'eau qui les rassemble en surface;
— de l'intensité solaire qui les incite à sortir de l'eau en montant sur la végétation;
— d'une température assez élevée dans la strate herbacée pour que le réflexe d'envol ne soit pas inhibé.

Les jeunes *Dolomedes fimbriatus* dépendent, elles aussi, très étroitement de l'intensité de l'insolation pour quitter leur toile communautaire par la voie des airs. Les courants ascendants ne les entraînent que lorsque l'air au contact du sol est fortement échauffé.

En outre, une forte insolation est le facteur qui détermine l'occupation de la zone à *Dolichopodidae* par ces Diptères, et conditionne leurs danses nuptiales.

Les éclosions d'Odonates sont nombreuses les jours ensoleillés, elles sont nettement moins fréquentes par temps chaud et couvert, et elles deviennent rares lorsqu'il pleut ou qu'il fait froid.

Agonum sexpunctatum manifeste une grande activité à la surface des tapis de sphaignes ou sur le fond des gouilles asséchées lorsque l'insolation est forte. Quand le temps est couvert ou frais, il descend à l'intérieur des replats et on ne l'aperçoit plus guère en surface.

Enfin, il faut signaler que les vols nuptiaux de *Myrmica ruginodis* se produisent en masse à fin août et au début de septembre par les jours très ensoleillés. Lorsque le temps est chaud, mais couvert, les fourmis restent aux alentours de la fourmilière, montent sur la végétation, mais ne s'envolent que très peu.

Vents [1]

Il est possible de définir, au-dessus de la tourbière, une strate aérienne qui s'étend en gros du sol à la hauteur de la cime des pins et qui contient la très grande majorité de la faune aérienne.

Toutefois, son occupation par les insectes n'est pas uniforme. Les pins, les strates herbacée et arbustive, ainsi que l'espace aérien au-dessus des gouilles et des canaux constituent la zone de chasse pour les grands prédateurs aériens,

---

[1] Nous désignons indifféremment le vent du SO et la bise du NE sous ce terme.

tandis que les grands espaces libres entre les pins du *Sphagnetum medii* représentent la zone où se font les déplacements (fig. 54).

Selon leur répartition et leur comportement à l'intérieur de ces zones, il est possible de classer les insectes aériens en deux catégories:

a) Les grands prédateurs aériens, bons voiliers, comme *Aeschna*, *Cordulia*, *Somatochlora*, *Libellula*, qui chassent dans les pins et la strate herbacée, ou juste au-dessus, et qui empruntent la zone de déplacement pour surveiller leur territoire, que ce soit au vol ou du haut d'un observatoire *(Libellula)*.

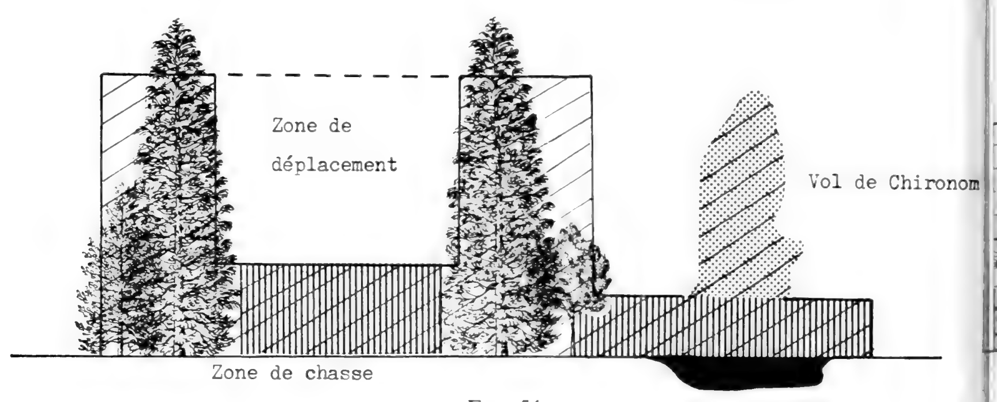


FIG. 54.
Subdivisions de la strate aérienne occupée par les insectes ailés.

b) Les insectes plus petits, qui volent moins bien et moins haut, et qui restent liés à la strate arbustive ou aux pins. On y trouve des Zygoptères, des Mégaloptères, des Trichoptères, un certain nombre de Diptères (Chironomides, Bibionides, Empidides, Tabanides, Scatophagides, Dolichopodides, Syrphides, Sepsides, Muscides, Tipulides), des Coléoptères (Cantharides, Chrysomélides, Hélodides), des Cicadelles et des Microlépidoptères. Chez les Cicadelles, on y trouve les larves âgées et les adultes, dans les autres groupes, les adultes seulement.

L'activité des insectes aériens, comme celle des aquatiques, dépend avant tout de la température et de l'insolation.

Lorsque ces deux facteurs sont favorables, l'ensemble de la strate aérienne, telle que nous l'avons définie ci-dessus, est fort animée. Les insectes se déplacent beaucoup. Des vols de Chironomes forment des colonnes au-dessus des gouilles, surtout le matin et le soir, et les grands Odonates parcourent sans cesse leurs territoires de chasse.

Un vent faible (au-dessous de 1 m/s) n'a guère d'influence sur le comportement des insectes.

Un vent moyen ou fort (entre 1 et 2 m/s ou plus) fait le vide dans la zone de déplacements. Les grands Odonates se posent dans les pins, les colonnes de Chi-

ronomes s'abattent dans la strate herbacée, ainsi que les Diptères qui volent au-dessus de cette dernière.

Mais l'activité des petites espèces ailées continue dans la zone dite de chasse, tandis que les grandes espèces, moins mobiles, sont vouées à l'immobilité (fig. 55).

Par ce fait, le vent est un facteur très important en ce qui concerne la reproduction des grands Anisoptères. Lorsque ces espèces doivent se réfugier dans les pins, elles ne peuvent s'y nourrir, ni s'y reproduire.



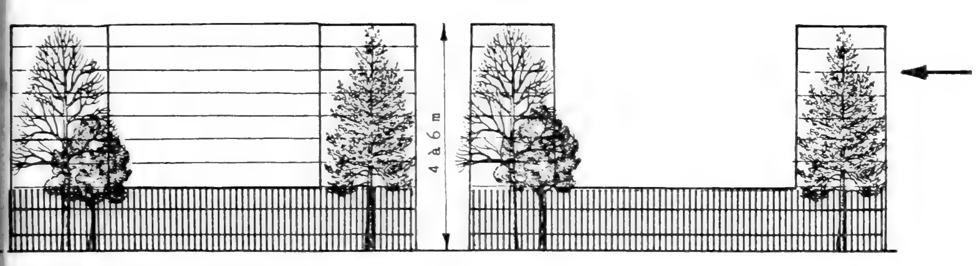


FIG. 55.

Influence du vent sur l'occupation de la strate aérienne par les insectes ailés.

Nous avons constaté que les années où des périodes de mauvais temps sont séparées par des périodes de beau temps très venteuses, la reproduction des Aeschnes est particulièrement mauvaise.

Les Zygoptères, par contre, qui sont d'assez mauvais voiliers, ne sortent pratiquement pas de la strate herbacée, sur le fossé Pochon par exemple.

Celle-ci demeure une zone de calme par vent moyen, aussi les Zygoptères peuvent-ils poursuivre leurs activités. Leur alimentation et leur reproduction ne s'en trouvent pas affectées.

Les bourrasques qui se produisent pendant les orages n'ont pas un effet limité aux landes ou aux zones de passage seulement. Elles affectent également la zone de chasse, si bien que de nombreux insectes se noient, précipités dans l'eau par le vent, ce qui constitue d'ailleurs un apport de nourriture pour la faune sus-aquatique.

En outre, les bourrasques produisent des vagues sur les stations. L'action violente du vent, accompagnée de chutes de pluie qui font monter assez brusquement le niveau des gouilles, projette sur le bord les brins de *Sphagnum cuspidatum* chargés de cocons de *Enochrus*. Quand l'eau se retire, les pontes restent sur le bord. Elles se dessèchent ou deviennent la proie des Carabiques ou des Fourmis.

Les fortes pluies orageuses accompagnées de coups de vent provoquent souvent la perte des Odonates dont l'éclosion est en cours, soit en décrochant les insectes à demi-sortis des exuvies, soit en ralentissant la sortie de l'imago, dont les ailes vont se durcir avant qu'elles ne soient déployées. Chez *Somatochlora arctica*, il faut compter chaque année de 5 à 10% de pertes à cause des coups de vent et des orages.

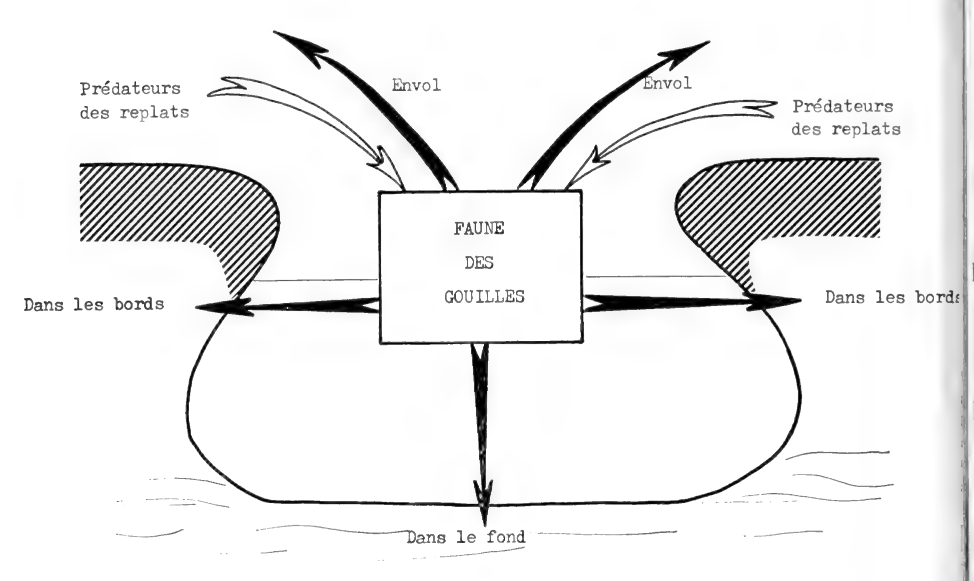


FIG. 56.
Mouvements de la faune des gouilles et des replats en cas d'assèchement.

Assèchement des stations et inondation

L'absence d'eau à l'époque de la reproduction des espèces aquatiques rend les accouplements aléatoires, sinon impossibles.

Par exemple, si les gouilles du haut marais se trouvent à sec au moment de la reproduction des Hydrophilides de pleine eau, les adultes vont émigrer dans les canaux, où ils se trouveront dispersés, d'où difficulté de rapprochement entre les sexes. En outre, la prédation est plus intense dans les canaux.

Une partie des adultes sédentaires va s'enfouir dans le fond, ce qui rend l'accouplement impossible, et le reste est victime des prédateurs *(Formica rufa)* (fig. 56).

Pour *Crenitis punctatostriata*, qui apparaît de façon massive au début de juin, et dont l'époque de reproduction est courte, la présence d'eau dans les stations à ce moment est capitale.

Les différents modes de ponte des insectes que nous étudions peuvent être classifiés comme suit:

I. Les pontes fixées, qui ne suivent pas les variations de niveau:

a) œufs collés sur un support aérien, donnant naissance à des larves aquatiques *(Sialis, Chrysozona)*;

b) œufs fixés sur un support à fleur d'eau, donnant naissance à des larves sus-aquatiques *(Gerris, Velia)*;

c) œufs introduits dans un support plus ou moins immergé, à l'aide d'une tarière, et donnant naissance à des larves aquatiques (Dytiscides, Zygoptères, *Aeschna juncea*);

d) œufs fixés à un substrat immergé, donnant naissance à des larves aquatiques *(Neuronia)*.

II. Les pontes qui suivent les variations de niveau:

Les œufs sont rassemblés dans des cocons flottants, et donnent naissance à des larves aquatiques (la plupart des Hydrophilides).

III. Les pontes rassemblées dans un cocon porté par la mère:

a) les œufs donnent naissance à des larves aquatiques *(Helochares)*;

b) les œufs donnent naissance à de jeunes araignées non aquatiques *(Dolomedes, Pirata)*.

IV. Les pontes effectuées au hasard, à la surface de l'eau ou sur la boue humide:

Les œufs descendent sur le fond ou restent dans la couche superficielle de la boue. Ils donnent naissance à des larves aquatiques *(Somatochlora, Libellula, Sympetrum, Leucorrhinia, Tipula, Aedes)*.

L'assèchement des stations et la formation de la croûte primaire a de fortes chances d'anéantir les pontes des catégories I.*b*, *d*, II et IV.

Les pontes de *Enochrus*, par exemple, sont fixées aux brins de sphaignes flottants. Si la station se dessèche, et si les sphaignes sont incorporées à la croûte I, les pontes sont perdues.

Si les éclosions surviennent peu avant l'assèchement, les larvules prises dans une boue épaisse, ont peu de chances de survie.

Les œufs de la catégorie I.*b* sont également à la merci d'une hausse de niveau. Dans les stations du haut marais, les *Gerris* collent leurs œufs sur les sphaignes des bords, à la hauteur de l'eau. Si la ponte a lieu lorsque le niveau est bas, les œufs seront submergés à la première pluie, tandis que, si l'éclosion se produit sous l'eau, la jeune larve se noie.

Il y a chaque année des pertes considérables lors de l'éclosion des pontes de *Gerris*, à cause des variations de niveau.

Les larvules de *Sialis* (catégorie I.*a*) se laissent tomber dans l'eau à l'éclosion. Si cette dernière se produit pendant une période de sec prolongé, elles périssent.

Les larves de *Tipulidae* (catégorie IV) vivent en grand nombre dans les replats à sphaignes, mais on les trouve aussi, en peuplement denses, dans les parties peu profondes des Stations 6.b et 7.

Leur survie dépend d'une humidité suffisante du fond et de la possibilité de respirer par l'intermédiaire de leurs siphons. Lorsque la station se dessèche, elles s'enfoncent dans le fond pour suivre la zone humide, tout en restant en contact avec l'air extérieur.

Lorsque la station est pleine d'eau, les larves ne peuvent plus étendre suffisamment leur corps pour entrer en contact avec l'air sans quitter le fond. Soit elles se noient, soit elles flottent sous la surface, et sont victimes des prédateurs, ou elles meurent au moment de la nymphose.

Aedes communis nous fournit un exemple particulièrement net de l'importance de ces facteurs.

Les adultes naissent dans la seconde quinzaine de mai ou au début de juin. La ponte a lieu peu après dans les petits canaux temporaires, qui s'assèchent rapidement au printemps mais dont le fond reste humide. Les œufs n'écloront qu'au début du mois d'avril de l'année suivante. Le développement des larves, qui dure de vingt à vingt-cinq jours, est une course de vitesse contre l'assèchement. Si aucune pluie ne survient après que la fonte des neiges a rempli les canaux temporaires, ceux-ci s'assécheront et les larves mourront.

Quand la boue est en surface dans les stations du haut marais, *Aedes* y pond abondamment, et les larves seront nombreuses dans les gouilles, l'année suivante. Mais, dans ce cas, la boue joue un rôle important. Si elle monte en surface en même temps que les larves se développent, celles-ci s'y engluent et meurent.

L'assèchement peut encore jouer un rôle indirect en accentuant la prédation des larves par les adultes. Au fur et à mesure que l'eau disparaît dans les gouilles et que la boue se solidifie, les insectes aquatiques se concentrent dans les flaques qui subsistent dans les creux du fond. La présence, dans un espace restreint, de larves carnassières de différentes tailles et d'adultes provoque une forte augmentation de la prédation.

Les pontes des catégories I.*c* et III sont moins affectées que les autres par les variations du niveau de l'eau.

Densité de la population

La densité de population la plus favorable à la reproduction des insectes varie fortement d'une espèce à l'autre.

Parmi les aquatiques, la densité la plus forte s'observe chez *Crenitis punctatostriata*, particulièrement dans les petites cuvettes tourbeuses qui résultent de la chute des arbres et dont S. 1 est un exemple. Sur cette station, d'une surface de 0,8 m², on observe au début de juin de 600 à 800 insectes.

La plus faible densité s'observe chez *Dytiscus marginalis*. La mare Pochon, d'une surface de 60 m², peut abriter au maximum deux couples à la fois. De toutes façons, la densité des larves reste faible.

Chez *Aeschna juncea*, la présence d'un trop grand nombre d'individus sur un territoire perturbe à la fois les accouplements et les pontes, le couple pouvant être projeté dans l'eau par les mâles rivaux. La femelle, qui se signale à l'attention par le bruissement de ses ailes contre les plantes dans lesquelles elle pond, est sans cesse perturbée par des mâles qui l'obligent à interrompre sa ponte.

Au moment de la reproduction, le bas du fossé Pochon, qui comprend le Canal 6 et ses alentours, est occupé par 3 mâles au maximum.

En règle générale, la surpopulation a pour conséquences une augmentation de la migration (déplacements locaux) et une intensification de la prédation.

Le rôle de la prédation dans la régulation des populations

Les communautés que nous avons étudiées se sont montrées remarquablement stables au cours des six dernières années.

Nous avons décrit l'impact des facteurs climatiques sur la vie des insectes et nous avons souligné leur importance. Mais la régulation des populations et le maintien de ce que l'on pourrait appeler un taux normal d'occupation des milieux dépendent également de la prédation (le parasitisme ne joue qu'un rôle secondaire).

Nous devons préciser que, suivant la définition de Kühnelt (1969), nous utilisons le terme de prédateur pour caractériser les insectes qui capturent, tuent et mangent des animaux vivants. Certains auteurs placent dans cette catégorie carnivores et herbivores (Clarke, 1954; Dajoz, 1969), c'est-à-dire les organismes libres qui recherchent une nourriture vivante, animale ou végétale.

Dans le terme de prédation, nous incluons le cannibalisme, qui représente surtout la prédation des jeunes larves par les larves âgées et par les adultes de la même espèce.

La faune sus-aquatique est occasionnellement nécrophage. *Gerris* et *Velia* se nourrissent des cadavres frais d'insectes ailés qui se sont noyés dans les stations.

Les prédateurs que nous avons observés au Cachot peuvent appartenir à la fois à des niveaux trophiques différents (consommateurs II et III).

Ainsi, dans une gouille, *Agabus congener* se nourrit aussi bien aux dépens des larves de Chironomides, elles-mêmes consommateurs I, qu'aux dépens des jeunes larves d'Odonates ou d'Hydrophilides, qui sont des consommateurs II.

Dans les canaux, *Dytiscus marginalis* est consommateur II lorsqu'il mange un têtard et consommateur III lorsqu'il dévore une larve d'Aeschne.

Par souci de clarté, nous avons présenté en quatre tableaux les relations entre les prédateurs et leurs proies (pp. 513 à 516).

Nous avons séparé les espèces des canaux de celles des gouilles, ainsi que les insectes sus-aquatiques des insectes aquatiques.

Quelques espèces apparaissent dans plusieurs tableaux. C'est le cas de *Dolomedes fimbriatus*. Cette araignée est répandue sur l'ensemble de la tourbière. Les adultes chassent à la surface de l'eau, tandis que les jeunes sont localisés dans la strate herbacée au-dessus des stations. Mais les adultes descendent également très fréquemment sous l'eau et capturent des proies aquatiques peu mobiles, comme les têtards, les larves de Tipules ou de Tabanides.

Il peut paraître curieux de faire apparaître les larves de *Acilius sulcatus* dans la faune de surface. En fait, elles se nourrissent essentiellement de larves et de nymphes de Chironomides. Mais souvent, elles nagent juste sous la surface de l'eau et elles capturent d'en bas les insectes en train de se noyer. Ces derniers constituent une grande part de leur alimentation entre les générations de larves de Chironomes.

Dans les tableaux la disposition des proies en regard d'un calendrier indique simplement l'époque de l'année où elles sont le plus abondantes.

Prédation à la surface de l'eau

A la surface des canaux et des gouilles, *Gerris* n'a pratiquement pas d'ennemi. Ce n'est que lorsque les stations s'assèchent que *Formica rufa* capture exceptionnellement ces insectes. Brinkhurst (1966) explique cette invulnérabilité par la présence d'une glande thoracique ventrale, par la rapidité de leurs déplacements et par leurs sens bien développés (yeux globuleux et soies détectrices des vibrations). En fait, Ramamurty et Krishnanandam (1967) n'ont détecté aucune substance répulsive dans les sécrétions de la glande métathoracique des *Gerris*.

L'absence d'ennemis est compensée par le cannibalisme qui règne au sein des espèces. Les larves I, II et III sont tuées et mangées par les larves IV et V, et par les adultes, bien que ces jeunes larves forment des populations distinctes de celles des adultes. D'ailleurs, au sein des populations de jeunes larves, les larves I sont tuées par les larves II et III. Bref, le cannibalisme règne à tous les niveaux, comme le montre le schéma suivant:

Prédation à la surface des canaux

Mois	*Proies* / *Prédateurs*	*Gerris*	*Velia*	*Dolomedes*	*Pirata*	*Tetragnatha*	Larves d'*Acilius*
avril	*Bibionidae* Imagos	▲					▲
mai	*Chironomidae* Imagos	●	●	●	●	●	▲
	Empididae Imagos	▲	▲				▲
	Tipules Imagos	▲		●		●	
	Aedes Imagos	●	●		●	●	
juin	Syrphides Imagos	▲	▲				▲
	Ephémères Imagos	▲		●			▲
	Lépidoptères Imagos *(Ematurga)*	▲	▲	●		●	▲
	Trichoptères Imagos	▲	▲	●	●	●	▲
	Sialis Imagos	▲	▲	●			▲
	Dolichopodidae Imagos	●			●	●	▲
	Bombus, *Apis* Imagos	▲	▲				▲
juillet	*Odonata*	▲	▲	●		●	▲
	Muscides	▲	▲				▲
	Lepidoptères *(Colias, Saturnia)*	▲	▲				▲
	Gerris Larves 1, 2, 3	●	●		●		
août	*Tabanidae*	▲		●	●	●	▲
	Syrphides	▲	▲				▲
	Odonata	▲	▲	●			▲
	Myrmica	●	●			●	●
septembre	*Chironomidae*	●	●	●	●	●	▲
	Tipules	▲	▲	●		●	▲
octobre							

● Proies vivantes.
▲ Cadavres frais ou insectes moribonds.

Prédation à la surface des gouilles

Mois	*Proies* / *Prédateurs*	*Gerris* L4, L5, I	*Hydrophorus* I	*Dolichopodidae* I	*Ephydridae*	*Dolomedes*	*Pirata*	*Tetragnatha*
	Podura aquatica	●	●	●	●			
avril	*Lochmaea caprea* Imagos	▲				●	●	
	Ephydridae	●	●				●	
	Bibionidae Imagos	▲						
mai	*Chironomidae* Imagos	●	●	●		●	●	●
	Aedes Imagos	● ▲				●	●	
juin	*Gerris* L1, L2	●						
	Macrosteles sexnotatus Imagos	●	●	●		●	●	●
	Dolichopodidae	●				●	●	●
juillet	*Tipulidae* Imagos	▲				●		●
	Odonata Imagos	▲				●		●
	Cicadelles Larves et Imagos	▲						●
	Idioptera Larves	▲				●		●
août	*Lepidoptera (Colias)*	▲						
	Tabanidae Imagos	▲				●	●	●
	Syrphides	▲				●	●	●
	Myrmica ♂ et ♀	▲						●
septembre	Muscides	▲						●
	Helodidae Imagos	▲				●	●	●
	Chironomidae Imagos	●				●	●	●
octobre	*Sepsidae* Imagos	▲	●				●	●

I Imagos.

● Proies vivantes.

▲ Cadavres frais ou insectes moribonds

Prédation dans les canaux

Mois	*Proies* / *Prédateurs*	*Sialis lutaria* Larves	*Neuronia ruficrus* Larves	*Acilius, Ilybius Agabus*	*Dytiscus* Adultes	*Dytiscus* Larves	*Leucorrhinia, Libellula* Larves	*Aeschna* Larves	*Dolomedes fimbriatus* Adultes	*Notonecta glauca*
avril	*Chironomidae* Larves	●	●	●	●		●	●		
	Têtards 1			●	●	●	●	●	●	
	Trichoptères Larves	●	●	●	●		●	●		
mai	Ephémères Larves	●	●	●	●	●		●		●
	Corixidae Larves + Imagos				●		●			
	Corethra Larves			●	●					
juin	Moustiques Larves			●						
	Hydrophilidae Larves + Imagos			●	●					
	Dytiscus L1, L2			●	●	●		●		●
	Notonecta L1, L2				●					●
	Aeschnidae Larves 1re année			●	●	●	●			
	Acilius Larves			●	●	●				●
juillet	Têtards 2			●	●	●		●	●	●
	Agabus, *Ilybius* Larves			●	●					
août	*Notonecta* L3, L4				●					●
	Jeunes Grenouilles				●	●			●	
septembre	*Corethra* Larves			●	●					
	Odonata L1 à L5			●	●	●	●	●		
	Chironomidae Larves			●	●					
octobre										

● Proies vivantes.

Prédation dans les gouilles

Mois	*Proies* / *Prédateurs*	*Agabus* L + I *Ilybius*	Larves *Hydrophilidae*	*Dolomedes*	*Odonata* Larves	*Agonum*	*Formica rufa*	*Myrmica* + *Formica picea*
avril	*Aedes* Larves	●			●			
	Trichoptères	●						
	Chironomidae Larves	●			●	□		□
mai	*Tipulidae* Larves	●		●			□	
	Hydrophilidae Adultes					□	□	□
juin	*Hydrophilidae* Larves, Nymphes	●	●			□		□
juillet	*Dytiscidae* L1, L2	●	●					
	Gerris Œufs					□		□
	Chironomidae Larves	●	●		●			
	Odonata L1, L2	●	●		●	▲	□	
août	*Tabanidae* L1, L2 et L5	●	●	●	●		□	
	Tipulidae Larves	●		●			□	
septembre	*Tipulidae* Larves	●				□	□	□
	Chironomidae Larves	●			●			
octobre								

□ Prédation lors de l'assèchement des gouilles.
● Proies vivantes.
▲ Cadavres frais ou insectes moribonds.
L Larves.
I Imagos.

Larves I	Larves II	Larves III	Larves IV	Larves V	Adultes
	↓	↓	↓	↓	↓
	Larves I	Larves II	Larves III	Larves IV	Larves V
		↓	↓	↓	↓
		Larves I	Larves II	Larves III	Larves IV
			↓	↓	↓
			Larves I	Larves II	Larves III

L'étalement des pontes, dû aux conditions climatiques, favorise la prédation. Ce sont les larves écloses les premières qui ont les plus grandes chances de survie, car la prédation est faible entre larves du même âge, sauf au moment des mues.

A partir d'un même nombre d'œufs, la population adulte sera plus importante si les larves apparaissent à peu près toutes au même moment que si les éclosions sont décalées les unes par rapport aux autres.

Sur la Station 5, on observe à peu près 10 formations de couples de *Gerris*, en mai et en juin, pour une population de 20 à 30 individus. Chaque femelle pond de 30 à 40 œufs en deux fois, et elle peut se réaccoupler entre deux. On peut admettre que près de 400 œufs sont déposés. En 1969, 39 adultes en sont issus, c'est-à-dire à peu près la valeur de la première ponte éclose le 30 mai. Les autres éclosions se sont produites durant le mois de juin, mais les jeunes larves ont été pratiquement anéanties par les premières écloses et par les adultes. Les pertes sont donc de près de 90% au sein de la population de larves.

Sur la Station S. 1, une femelle de *Gerris gibbifer* a déposé 17 œufs en 1968. Les parents, seuls *Gerris* sur la station, ont émigré sur la Station 5 après la ponte. Dix-sept larves I ont éclos le 10 juin. Toutes ces larves ont accompli leur développement de concert. Onze adultes en sont issus le 26 juillet. L'absence des larves âgées ou d'adultes pendant la période de développement a fortement réduit les pertes. En effet, on ne compte que 35% de mortalité, causée par le cannibalisme entre les larves au moment de la mue.

Nous pouvons déduire de nos observations que la régulation des populations de *Gerris* dépend, d'une part des facteurs climatiques, qui déterminent la mortalité hivernale des adultes, l'étalement des pontes, la survie des œufs et des larves, et d'autre part de l'intensité du cannibalisme.

Velia currens pratique également le cannibalisme. Mais ce facteur, dont l'intensité dépend de la densité des populations, est nettement moins prononcé chez *Velia* que chez *Gerris*, car ses effectifs sont beaucoup plus faibles.

Hydrophorus albiceps et *H. nebulosus*, également prédateurs sus-aquatiques, ne pratiquent pas le cannibalisme. Ces deux espèces ne jouent d'ailleurs qu'un rôle secondaire dans la régulation de *Podura aquatica* et *Macrosteles sexnotatus*, du fait de leurs populations restreintes.

Dolomedes fimbriatus capture pratiquement tous les invertébrés de la tourbière (les grands Dytiscides exceptés), ainsi que les jeunes Batraciens.

Les *Dolomedes* qui ont subi un hivernage lient plusieurs tiges de *Carex* et d'*Eriophorum* ensemble, de façon à former une sorte d'observatoire au sommet duquel elles se tiennent à l'affût.

Elles deviennent particulièrement abondantes dans le fossé Pochon, sur les bords du Canal 6, dès le mois d'août.

Le 4 août 1969,	il y a 14 observatoires.		on en compte jusqu'à 5/m².
Le 6 août 1969,	» 32	»	
Le 5 septembre 1969,	» 60	»	

Dès la fin septembre, les *Dolomedes* quittent peu à peu leurs observatoires.

L'augmentation de leur nombre coïncide avec la disparition graduelle de *Lestes sponsa*, fréquemment capturé. En août, les éclosions de *Lestes* compensent largement les pertes dues à *Dolomedes* (jusqu'à 10 éclosions journalières) mais, en septembre, quand leur population ne se renouvelle plus, et à la cadence moyenne de deux *Lestes* capturés chaque jour, ils disparaissent.

L'intensité de la prédation de *Lestes sponsa* par *Dolomedes* dépend de la densité de la population de cette dernière, car les deux espèces occupent la zone à Cypéracées qui ceinture C. 6, et *Lestes* se pose au hasard sur les tiges (à ce moment de son développement, *Dolomedes* est de couleur verte, comme son support).

Les exemplaires de *Dolomedes* qui ont survécu au deuxième hivernage chassent sur les canaux mixtes, où ils se nourrissent de têtards. Ils passent ensuite sur le haut marais pour s'y reproduire (en 1969, 21 toiles sur le *Sphagnetum medii*, contre 2 seulement sur le bas marais).

En 1968, une femelle de *Dolomedes*, installée sur la Station 5, chassait les adultes de *Leucorrhinia dubia*. A l'affût sous un court piquet, elle capturait les Libellules qui venaient s'y poser (maximum des captures: 6 Leucorrhinies en une semaine).

Dolomedes, à l'état adulte, n'a pratiquement pas d'ennemi sur la tourbière. L'espèce occupe, parmi la faune de surface et des replats, la même situation que *Dytiscus* dans le milieu aquatique, c'est-à-dire le sommet de courtes chaînes alimentaires.

Pirata piraticus et *P. hygrophilus* jouent un rôle important dans la limitation des petites espèces: *Macrosteles sexnotatus*, Ephydrides, Dolichopodides, Culicides et Chironomides. Elles capturent les adultes de ces deux derniers groupes lors de leur éclosion.

Tetragnatha extensa construit sa toile au-dessus des stations. La toile, disposée obliquement par rapport à la surface de l'eau, capture de nombreux Diptères, particulièrement les Chironomides, au moment de leur éclosion. Les Zygoptères *(Coenagrion)* et les Tipulides s'y prennent fréquemment, de même que les petits Hydrophilides, lorsqu'ils s'envolent pour quitter les stations. Le

rôle de *Tetragnatha* reste cependant secondaire dans la régulation des espèces qu'elle capture.

Prédation dans le milieu aquatique

Dans les gouilles. *Agabus congener*, *A. affinis*, *A. bipustulatus* et *Ilybius aenescens* sont les plus puissants prédateurs.

Leurs larves sont mauvaises nageuses, aussi chassent-elles plus particulièrement sur le fond, dans la boue flottante et le long des bords. Les larves de Diptères, de Chironomes en particulier, et les jeunes larves d'Odonates constituent la base de leur nourriture, mais elles se dévorent également entre elles.

Les adultes, plus mobiles, sont les éléments régulateurs des populations de larves de Culicides et de Trichoptères dans les gouilles.

Parmi les larves carnassières des Hydrophilides, le cannibalisme est intense. Dans un élevage de larves de *Enochrus quadripunctatus*, il est difficile d'obtenir plus d'une larve III à partir d'une trentaine de larves I, en conditions artificielles, il est vrai.

Les larves et les adultes de *Hydroporus* se nourrissent surtout aux dépens de la microfaune.

Nous avons parlé à plusieurs reprises de la communauté d'espèces prédatrices, dont la présence dans les canaux mixtes dépend de la présence des têtards.

Dans la mare Pochon, on peut compter en juillet près de 800 têtards de Grenouille rousse, répartis sous la surface. Il faut en ajouter environ 400 groupés le long des bords (densité maximum: 4 à 5 têtards/dm^3 d'eau), ce qui fait une population de près de 1200 têtards pour une station de 60 m^2.

Cette surcharge entraîne la destruction des algues et stoppe la croissance des utriculaires, dont les pousses sont sans cesse grignotées. De ce fait, les communautés liées à la strate à utriculaires et aux algues filamenteuses sont éliminées. La partie profonde de ces canaux ne comprend plus que la faune de fond (larves de *Sialis*, d'Ephémères, d'Odonates) et les grands carnassiers qui vivent aux dépens des têtards (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Notonecta glauca*, larves de 2e année de *Aeschna cyanea*, ces dernières s'embusquent sur les parois pour attraper les têtards). La surpopulation due aux têtards entraîne donc un appauvrissement du milieu, qui a pour conséquences l'établissement de conditions favorables à la vie de leurs propres prédateurs dans le bassin.

En effet, à part *Acilius sulcatus*, les espèces que nous avons citées ne se trouvent pas, ou exceptionnellement, dans les stations encombrées par une végétation flottante (C. 12).

Il faut également souligner que la raréfaction de la nourriture prolonge le développement des têtards jusqu'en septembre. Aussi, les prédateurs migrateurs comme *Notonecta*, s'arrêtent-ils volontiers dans la mare Pochon à la fin de l'été.

Les larves de ces prédateurs se dévorent entre elles, elles sont également la proie des carnassiers de la zone de moyenne profondeur (*Ilybius ater*, *I. fuliginosus*, *Agabus bipustulatus*, *A. sturmi*, larves de *Libellula*, de *Leucorrhinia*, de *Sympetrum*).

Ainsi, on admet que *Dytiscus marginalis* pond de 500 à 1500 œufs par année (BERTRAND, 1954). En 1968, nous avons observé la formation de deux couples dans la mare Pochon. Les femelles ont pondu dans cette station au moins une partie de leurs œufs. Or, nous avons observé moins de 10 larves II, puis seulement 3 larves III en 1969. Les pertes paraissent considérables.

Les Carabiques des bords des canaux, en particulier *Peryphus rupestris* et *Trepanes articulatus*, se nourrissent aux dépens des larves de *Hydroporus*, de *Haliplus*, de *Gyrinus* qui sortent de l'eau pour construire leurs loges nymphales, et aussi aux dépens des nymphes.

Lorsque les gouilles s'assèchent, ce sont les espèces prédatrices des replats qui deviennent les éléments régulateurs des populations d'insectes aquatiques (fig. 56).

Agonum sexpunctatum occupe normalement les replats et les bords des gouilles, ses populations n'étant pas réparties uniformément, mais par groupes (densité maximum observée: 10 m²). La couche de sphaignes vivantes est le siège de son activité, il y consomme les nymphes des petits Dytiscides, des Hydrophilides et des Hélodides.

Quand le niveau descend dans les stations, *Agonum* peut également s'attaquer aux pontes de *Gerris* ou aux diverses petites larves réfugiées dans les bords. C'est aussi un nécrophage qui se nourrit des cadavres d'insectes aquatiques surpris par la disparition de l'eau.

Son action peut donc être sensible au niveau des œufs, des jeunes larves ou des nymphes. Elle est assez semblable, quant à ses effets, à celle de *Myrmica ruginodis* et *Formica picea*.

Ces deux espèces ont leurs fourmilières dans les buttes du *Sphagnetum medii typicum*, ou même près du bord des gouilles. Elles exercent une action sensible sur les populations de larves de Tipules qui occupent ces mêmes milieux. Près de la Station 14a, une vaste butte abrite une fourmilière de *Myrmica ruginodis* en son centre. On ne trouve les larves de Tipules que dans le bord de la gouille. Près de la Station 15, une butte à peu près semblable, dépourvue de fourmilière, est occupée dans son ensemble par les larves de Tipules réparties en taches.

RICOU (1967*b*), étudiant les populations de *Tipula paludosa* en tant qu'élément permanent de la zoocénose prairiale, a observé le prédatisme occasionnel des larves par des bandes de corbeaux et d'étourneaux qui labourent le sol à coups de bec.

Sur la tourbière, de nombreuses larves de Tipules sont détruites par la Grive litorne *(Turdus pilaris)*.

L'action prédatrice de *Formica rufa* ne touche la faune aquatique qu'en période de sécheresse.

Nous avons particulièrement observé l'activité de la fourmilière F. 1 (fig. 31). Son territoire de chasse couvre environ 500 m² et comprend 60% de forêt et 40% de replats et de gouilles. Les Stations 5 et S. 1 sont entièrement comprises dans ce secteur. *Formica rufa* en explore les bords en permanence.

Quand le fond des gouilles offre une surface assez ferme, les fourmis y descendent et prospectent fond et rebords avec succès. Les larves d'Odonates, les adultes de Dytiscides et d'Hydrophilides, les larves de Tipulides, de Tabanides sont fréquemment capturées.

Quand les conditions sont favorables, la Station S. 1 abrite, en juin, une population de 600 à 800 *Crenitis punctatostriata*.

Le 14 juin 1968, la station s'est asséchée au moment de la pullulation de *Crenitis*. Une partie de la population s'est enfoncée dans la boue encore molle, mais environ 300 individus sont restés sur le fond, l'envol étant inhibé par l'absence de soleil.

A 14 h., nous avons noté l'arrivée de la première *Formica rufa* en provenance de F. 1. Il s'est établi ensuite un va-et-vient continu entre S. 1 et la fourmilière. Une vingtaine de fourmis occupaient le fond en permanence. A chaque minute, une ou deux d'entre elles emportaient un *Crenitis* en direction de F. 1, les départs étant compensés par l'arrivée de nouvelles fourmis. A 14 h., il y avait 300 *Crenitis* sur la boue. A 16 h., il en restait 80, et à 18 h., le dernier était capturé.

Un orage survenu dans la nuit a ramené de l'eau en suffisance dans la station.

En 1965, nous avions observé un processus similaire dans une station semblable à S. 1, mais située près de la Station 15. L'anéantissement de la population de *Crenitis* se poursuivit pendant plusieurs jours, *Formica rufa* creusant des trous dans la boue meuble pour atteindre les *Crenitis* enfouis.

En principe, tous les insectes et araignées aquatiques et sus-aquatiques peuvent être capturés par *Formica rufa*, sauf *Dolomedes* et les habitants des grands canaux.

Lorsque l'eau revient dans les stations, de nombreuses fourmis restent prisonnières sur les tiges des plantes et finissent par se noyer. Elles sont alors consommées par les *Gerris*.

La régulation des populations de *Formica rufa* dépend de plusieurs facteurs:

1. Des facteurs climatiques, qui conditionnent la hauteur de la nappe phréatique et la couverture neigeuse.
2. De l'endroit où les fourmis établissent leurs nouveaux nids (substrat, ensoleillement).
3. De l'action du pic vert *(Picus viridis)*.

Chaque année, en automne, cet oiseau descend des forêts environnantes et vient se nourrir sur la tourbière, en creusant les dômes de *Formica rufa* pour en capturer les habitants. Si les grandes colonies peuvent compenser leurs pertes l'année suivante, les fourmilières peu importantes sont gravement touchées et périclitent avant de disparaître.

La démolition du dôme par le pic expose les habitants à l'action du froid. Nous pensons que c'est l'action du pic vert, conjuguée avec celle des premiers grands froids en l'absence de couverture neigeuse, qui constitue le principal facteur de régulation de *Formica rufa* dans la tourbière, empêchant la prolifération excessive des fourmilières.

Depuis 1968, sur 19 fourmilières de *Formica rufa*:

Quatre n'ont pas survécu aux attaques du pic.

Treize ont été attaquées et ont survécu, mais leur activité printanière, en 1969, a été fortement ralentie. F. 13, colonie assez importante, a été attaquée par le pic en 1968. En 1969, la colonie a abandonné le dôme à demi-éventré pour en construire un autre, à quelques mètres de distance. Les fourmis ont prélevé sur l'ancien dôme les matériaux nécessaires à la construction de leur nouvelle fourmilière.

Deux n'ont pas été attaquées, dont F. 1.

Considérations générales

La régulation des populations d'insectes liés aux milieux aquatiques de la tourbière dépend essentiellement des facteurs climatiques et de la prédation, avec prédominance des premiers. En effet, le maintien d'une masse d'eau suffisante dans les stations permet le déroulement normal de la compétition entre espèces aquatiques. Sa disparition en fausse le jeu, en permettant l'intervention des espèces prédatrices des replats.

La présence d'une couche de neige protectrice est essentielle au maintien d'effectifs normaux pour toutes les espèces, qu'elles hivernent à l'état d'œuf, de larve ou d'imago.

Les autres facteurs climatiques exercent leur influence sur la reproduction des insectes, sur l'étalement des pontes et des éclosions, sur la rapidité du développement des œufs et des larves.

La prédation et le cannibalisme varient en fonction des facteurs climatiques. Dans le milieu aquatique, leurs effets sur la régulation des populations s'exercent surtout au niveau des premiers stades larvaires.

L'autorégulation dans les populations de *Gerris* provient de ce que ces espèces occupent un milieu particulier où elles n'ont pratiquement aucun ennemi naturel.

Rana temporaria (têtards) est la seule espèce qui modifie les conditions de vie dans les canaux qu'elle occupe, son influence sur le milieu étant une

conséquence de la grande densité de ses peuplements, dans la mare Pochon surtout.

Les rapports entre les prédateurs et leurs proies permettraient d'établir un grand nombre de courtes chaînes alimentaires, au sommet desquelles on trouverait la plupart du temps les grands Dytiscides (*Dytiscus marginalis* en particulier), *Notonecta glauca* et *Dolomedes fimbriatus*. Mais cette position terminale est parfois occupée par des oiseaux, comme dans l'exemple suivant:

Algues-détritus → Larves de Chironomes → Larves d'Odonates
→ *Formica rufa* → *Picus viridus*

Conclusion

Au terme de notre travail, nous nous contenterons de formuler quelques remarques qui nous paraissent importantes.

Il ne nous paraît guère possible d'extrapoler les résultats de nos observations et de les étendre aux autres tourbières du Haut Jura sans procéder à de nouvelles investigations.

Nous pouvons toutefois admettre que le comportement et les exigences écologiques des différentes espèces sont relativement constants, aussi est-il probable que nous les retrouverons dans des milieux identiques, ailleurs qu'au Cachot.

Nous soulignerons que, dans le cas des insectes, nous ne croyons pas qu'une seule espèce suffise à caractériser un biotope.

Par exemple, *Leucorrhinia dubia* est liée d'une manière générale aux eaux acides (Schiemenz, 1954). Dans nos régions, on ne trouve celles-ci que dans les tourbières, d'où la tentation de faire de *Leucorrhinia* une espèce caractéristique de ce milieu, comme l'a fait Steiner (1950).

Seule, *Somatochlora arctica*, espèce encore mal connue, nous paraît, au Cachot tout au moins, étroitement liée au *Sphagnetum medii*.

Mais la présence d'une communauté d'espèces dans un certain milieu a une signification plus grande.

Prenons, parmi d'autres, le cas de la communauté d'espèces des bords de sphaignes (*Podura aquatica*, *Hebrus ruficeps*, jeunes larves de *Macrosteles sexnotatus*, larves I, II, III de *Gerris gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris*, *Anacaena limbata* et *Helochares lividus*). Aucune de ces espèces n'est caractéristique de ce milieu. *Macrosteles sexnotatus* se trouve surtout dans les prairies humides, *Podura aquatica* n'est pas une espèce propre aux tourbières, *Hebrus ruficeps* peut se trouver sur les ruisseaux, au bord des lacs, sur les mares, et même sur la terre humide. Ni *Gerris gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris*, ni *Anacaena limbata*

et *Helochares lividus* n'ont une aire de dispersion limitée aux marais tourbeux.

Mais, lorsque ces espèces se trouvent rassemblées dans les sphaignes qui constituent le bord des gouilles, leur communauté prend une valeur indicatrice de biotope, puisque, au Cachot tout au moins, on les retrouve régulièrement d'une station à l'autre, dans des conditions identiques.

Certains zoologistes ont voulu se libérer de la phytosociologie en créant des associations animales sur le modèle des associations végétales. Ainsi, pour Schmidt (1957), les milieux occupés par *Dolomedes fimbriatus* représentent le « *Fimbriatus-Dolomedetum* ». Cette manière de faire ne nous paraît pas justifiée. En écologie, il n'est pas possible d'isoler la faune entomologique épigée de son contexte floristique, comme il n'est pas possible de considérer une association végétale indépendamment des conditions climatiques et édaphiques.

Il est clair néanmoins que, pour les insectes, une zoocénose ne correspond pas à la conception de l'association végétale. En réalité, au moins dans la tourbière, l'association végétale comprend une grande quantité de biotopes différents. C'est pourquoi nous n'avons pu comparer la classification des stations établie sur leur composition floristique avec celle basée sur leur composition faunistique.

Nous avons parlé de la stabilité des populations d'insectes dans des stations biologiquement équilibrées.

Il convient toutefois de souligner que cette manière de voir n'est pas exacte à longue échéance.

En effet, la tourbière évolue très lentement, mais inéluctablement, vers le stade climax, c'est-à-dire vers la forêt de pins.

Au cours de cette évolution, le milieu aquatique est appelé à disparaître, avec la flore et la faune qui lui sont liées. Les conditions changent dans les stations du haut marais au fur et à mesure de leur comblement. Les espèces aquatiques seront peu à peu remplacées par les espèces des replats, qui feront place elles-mêmes, au stade climacique, aux communautés d'insectes liées au sous-bois humide.

Les canaux seront eux aussi comblés à la suite de l'écroulement des murs de tourbe. Les canaux profonds se transformeront insensiblement en canaux peu profonds, puis temporaires, avant de devenir des portions de landes qui se couvriront d'arbres.

Le tableau suivant illustre ce que nous venons de dire par des exemples choisis dans la tourbière du Cachot.

Canaux	*Gouilles*	
C.1c	St.5	St.14
↓	↓	↓
C.11	St.9	St.14d
↓	↓	↓
C.2	St.12h	St.14b
↓	↓	↓
C.1e	St.10d	St.15
↓	↓	↓
Lande humide	Replat à sphaignes	Replat à sphaignes
↓	↓	↓
Lande sèche	Forêt climacique	
↓		
Forêt secondaire de type climacique		

Il convient toutefois de souligner que le rythme de cette évolution n'a pas de commune mesure avec la durée de la vie de l'espèce humaine.

Résumé

1. La tourbière du Cachot est située dans la vallée de La Brévine, à 1050 m d'altitude. L'auteur a étudié l'écologie des insectes liés au milieu aquatique de cette tourbière (gouilles et canaux).

2. La climat de la vallée de La Brévine (macroclimat) est pluvieux (moyenne annuelle des précipitations: 1446 mm) et froid (moyenne annuelle des températures: +4,7°). L'hiver dure environ 6 mois. Le brouillard nocturne remplit le fond de la vallée à la fin de l'été, en automne et en hiver.

3. Dans la tourbière, les variations de température, l'humidité et la sécheresse de l'air sont accentuées par rapport au macroclimat durant la belle saison.

4. La tourbière contient une nappe phréatique qui affleure au centre. La hauteur de l'eau dans les gouilles indique le niveau de cette nappe. Les canaux en constituent le niveau de base.

Les précipitations constituent l'unique apport en eau.

5. Lorsque les gouilles s'assèchent, les boues végétales se durcissent sur le fond et forment une croûte protectrice qui ralentit l'évaporation de la couche de tourbe sous-jacente.

Les canaux périphériques contiennent de l'eau en permanence.

6. Le centre humide de la tourbière est occupé par le *Sphagnetum medii*. Cette association végétale est entourée par le *Sphagno-Mugetum*.

La forêt de pins est elle-même séparée du bord de la tourbière par des landes de dégradation.

Les gouilles appartiennent au *Scheuchzerietum* plus ou moins évolué.

L'auteur a procédé à la classification des gouilles, sur la base de leur composition floristique, en utilisant la méthode de MOUNTFORD.

La végétation de la haute tourbière évolue lentement vers le stade climacique *(Sphagno-Mugetum)*. Cette évolution entraîne le comblement des gouilles par les sphaignes.

Les canaux contiennent surtout une végétation flottante (utriculaires, algues filamenteuses).

7. L'auteur a établi la liste non exhaustive des insectes liés au milieu aquatique et examine leur répartition dans les différentes stations.

Il établit également la liste des communautés d'espèces qui se retrouvent constamment dans des biotopes donnés.

8. Les insectes apparaissent massivement au printemps et disparaissent non moins brusquement avec les premiers froids.

9. L'étendue des stations conditionne la richesse en espèces et l'abondance des populations chez les insectes sus-aquatiques. Sur les petites stations, une espèce finit par supplanter les autres.

La profondeur des stations sélectionne les insectes selon leur taille et leur mobilité.

Quand l'insolation est forte, les boues s'accumulent en surface. Les larves des petites espèces y sont nombreuses.

Les prédateurs aquatiques et sus-aquatiques trouvent une nourriture suffisante, car les consommateurs I sont nombreux dans les stations.

10. La végétation herbacée des gouilles et du bord des canaux est nécessaire à la ponte de plusieurs espèces. Elle facilite l'éclosion des Odonates. Le long des bords, les feuilles retombantes forment un abri pour de nombreuses larves.

Dans les canaux, les utriculaires et les algues filamenteuses constituent un support pour la microfaune et pour les espèces qui nagent mal en pleine eau. Elles servent de nourriture aux têtards.

11. On peut distinguer des canaux profonds, des canaux peu profonds et des canaux mixtes. Ces derniers sont les plus riches en espèces, car ils contiennent les espèces de grande et moyenne profondeur.

Les Grenouilles *(Rana temporaria)* pondent dans les canaux mixtes.

On observe une zonation sur le bord de ces canaux, selon l'imbibition de la tourbe *(zone à Dolichopodidae, zone à Carabiques et à Saldula)*.

Sur le haut marais, les gouilles du centre sont plus profondes que celles des parties N.-O. et S.-O. de la tourbière, leur faune est plus riche.

12. Les cycles de développement des insectes se répartissent en 4 catégories:

1. Une génération par année, les adultes hivernent.
2. Une génération par année, les œufs ou les larves hivernent.
3. Deux générations par année.
4. Une génération bisannuelle.

13. L'auteur examine l'influence des facteurs écologiques sur la reproduction des insectes et la survie des larves.

La neige joue un rôle protecteur pour la faune hibernante.

La température détermine la rapidité du développement des œufs et des larves. Elle influence le comportement de certaines espèces (Hydrophilides).

L'insolation est liée à la température, mais elle a aussi une action propre. Elle détermine en particulier l'envol et la migration des espèces aquatiques et l'activité en surface des Carabiques du haut marais.

Les vents moyens ou forts obligent les grands Anisoptères à se poser, ce qui les empêche de se nourrir et de se reproduire. Leur action sur les espèces ailées de petite taille, qui occupent les strates herbacée, arbustive et les pins, est réduite.

L'assèchement des gouilles favorise la prédation des espèces aquatiques par les espèces des replats.

Les variations de niveau peuvent avoir des conséquences néfastes pour les pontes des insectes aquatiques.

14. La prédation et le cannibalisme sont des facteurs de régulation au sein des populations.
— A la surface de l'eau, la régulation des populations de *Gerris* est le résultat de la prédation des jeunes larves par les larves âgées et les adultes.
— *Dolomedes fimbriatus* joue un rôle déterminant dans la disparition de *Lestes sponsa*.
— Le cannibalisme est intense parmi les larves de Dytiscides et d'Hydrophilides.
— L'abondance des têtards de *Rana temporaria* entraîne la présence des grands insectes prédateurs dans les stations qu'ils occupent *(Dytiscus marginalis, Acilius sulcatus, Notonecta glauca).*
— *Formica rufa* ne devient prédatrice des espèces aquatiques que lorsque les gouilles sont à sec. La régulation des populations de cette espèce dépend essentiellement de l'action du pic vert *(Picus viridis).*

15. L'auteur a étudié 43 gouilles et 10 canaux. Pour éviter des échantillonnages massifs et répétés, il a observé la faune *in situ.*

Des piégeages et des marquages ont été effectués, ainsi que des élevages en laboratoire, pour compléter l'observation dans le terrain.

16. En conclusion, l'auteur attire l'attention sur l'équilibre dynamique qui régit la vie dans le milieu aquatique qu'il a étudié, et sur la disparition de ce milieu lorsque la tourbière aura atteint le terme de son évolution botanique,

c'est-à-dire lorsqu'elle sera recouverte par la forêt de pins de montagne (stade climax).

Zusammenfassung

1. Das Torfmoor Cachot liegt im Tal der Brévine auf 1050 Meter Meereshöhe. Der Autor untersuchte die Ökologie der Insekten, die an das aquatische Milieu dieses Torfmoores (Tümpel und Kanäle) gebunden sind.

2. Das Klima (Makroklima) des Tales der Brévine ist regnerisch (Jahresdurchschnitt der Niederschläge: 1446 mm) und kalt (Jahresdurchschnitt der Temperatur: +4'7°C). Der Winter dauert ungefähr 6 Monate. Nächtlicher Nebel erfüllt den Talgrund gegen Ende des Sommers, im Herbst und im Winter.

3. Im Torfmoor sind die Schwankungen der Temperatur, von Feuchtigkeit und Trockenheit der Luft im Vergleich zum Makroklima während der schönen Jahreszeit noch verstärkt.

4. Das Torfmoor enthält einen Grundwasserspiegel, der in dessen Mitte an die Oberfläche tritt. Die Wasserhöhe in den Tümpeln zeigt das Niveau dieses Wasserspiegels an. Die Kanäle stellen die Mindesthöhe dar.
Die Niederschläge stellen die einzige Wasserzufuhr dar.

5. Wenn die Tümpel austrocknen, verhärten sich die pflanzlichen Ablagerungen am Grund und bilden eine Schutzschichte, die die Verdunstung der darunter liegenden Torfschichte verlangsamt.
Die peripheren Kanäle enthalten dauernd Wasser.

6. Das feuchte Zentrum des Torfmoores wird vom *Sphagnetum medii* besetzt. Diese Pflanzengesellschaft wird vom *Sphagnetum-Mugetum* eingeschlossen. Der Föhrenwald selbst ist wiederum vom Torfmoor durch degradierte Heide getrennt. Die Tümpel gehören zum mehr oder weniger entwickelten *Scheuchzerietum*.
Der Autor nahm auf Grund der floristischen Zusammensetzung unter Verwendung der Methode Mountford eine Klassifizierung der Tümpel vor.
Die Vegetation des Hochmoores entwickelt sich langsam zum Klimax (*Sphagno-Mugetum*). Diese Entwicklung bringt eine Auffüllung der Tümpel durch Sphagnen mit sich.
Die Kanäle enthalten vor allem eine schwimmende Vegetation (Utricularien, Fadenalgen).

7. Der Autor stellte eine fast komplette Liste der ans Wasser gebundenen Insekten auf und untersucht ihre Verbreitung an den verschiedenen Untersuchungspunkten. Er gibt ebenfalls eine Liste der Artengemeinschaften, die dauernd in bestimmten Biotopen vorkommen.

8. Die Insekten erscheinen sehr zahlreich im Frühjahr und verschwinen nicht weniger plötzlich mit dem ersten Kälteeinbruch.

9. Die Ausdehnung der Stationen bedingt den Artenreichtum und die Bevölkerungsdichte bei den ausserhalb des Wassers lebenden Insekten. In kleinen Stationen verdrängt schliesslich eine Art die übrigen.
Die Wassertiefe übt eine Auslese der Insekten nach ihrer Grösse und Beweglichkeit aus.
Wenn die Einstrahlung stark ist, sammelt sich der Schlamm an der Oberfläches an.
Hier sind die Larven kleiner Arten zahlreich.
Räuber innerhalb und ausserhalb des Wassers finden reichlich Nahrung, da die Konsumenten 1. Ordnung an diesen Stationen zahlreich sind.

10. Die krautige Vegetation der Tümpel und Kanalränder ist für die Eiablage mehrerer Arten notwendig. Sie erleichtert das Schlüpfen der Odonaten. Entlang des Uferrandes bilden die einfallenden Blätter einen Unterschlupf für zahlreiche Larven.
In den Kanälen bilden die Utricularien und Fadenalgen eine Plattform für die Mikrofauna und die Arten, die im freien Wasser schlecht schwimmen. Sie stellen ferner die Nahrung für die Kaulquappen dar.

11. Man kann tiefe Kanäle feststellen, ferner seichte und sogenannte gemischte Kanäle. Letztere sind am artenreichsten, da sie die Arten des tiefen und des seichten Wassers enthalten.
Die Frösche *(Rana temporaria)* laichen in gemischten Kanälen.
Man beobachtet entlang der Kanäle eine Zonierung in Abhängigkeit vom Durchfeuchtungsgrad des Torfes (Dolichopodidenzone, Carabiden- und Saldulazone).
Im Hochmoor sind die Tümpel des Zentrums tiefer als diejenigen der nordwestlichen und südwestlichen Teile des Torfmoores und ihre Fauna ist reichhaltiger.

12. Die Entwicklungszyklen der Insekten können in 4 Gruppen eingeteilt werden:
    1. Eine Generation pro Jahr, die Imagines überwintern.
    2. Eine Generation pro Jahr, Eier oder Larven überwintern.
    3. Zwei Generationen pro Jahr.
    4. Eine Generation jedes zweite Jahr.

13. Der Autor untersucht den Einfluss ökologischer Faktoren auf die Vermehrung der Insekten und das Überleben der Larven.
Der Schnee wirkt sich als Schutz für die überwinternde Fauna aus.
Die Temperatur bestimmt die Entwicklungsgeschichte von Eiern und Larven. Sie beeinflusst das Verhalten bestimmter Arten (Hydrophiliden).

Die Einstrahlung wirkt sich auf die Temperatur aus, hat aber auch einen direkten Einfluss. Sie bestimmt vor allem den Flug und die Wanderung von aquatischen Arten und die Aktivität der Carabiden auf der Oberfläche des Hochmoors.
Mittlere oder starke Winde zwingen die grossen Anisopteren zur Landung und verhindern so deren Ernährung und Vermehrung. Ihr Einfluss auf geflügelte Arten kleiner Grösse, die die Kraut- und Strauchschichte sowie die Föhren besiedeln, ist reduziert.
Das Austrocknen der Tümpel begünstigt die räuberische Nachstellung von Arten der Umgebung auf die aquatischen Arten.
Die Niveauschwankungen können katastrophale Folgen für die Gelege von aquatischen Insekten haben.

14. Raub und Kannibalismus sind regulierende Faktoren der Populationen.
    — Auf der Wasseroberfläche ist die Regulierung der *Gerris*-Populationen das Resultat des Raubes der jungen Larven durch die älteren Larven und Adulttiere.
    — *Dolomedes fimbriatus* spielt die entscheidende Rolle im Verschwinden von *Lestes sponsa*.
    — Der Kannibalismus ist sehr intensiv innerhalb von Dytisciden- und Hydrophilidenlarven.
    — Das reichliche Auftreten von Kaulquappen zieht das Auftreten von grossen Insekten als Räuber an den jeweiligen Stellen nach sich *(Dytiscus marginalis, Acilius sulcatus, Notonecta glauca)*.
    — *Formica rufa* wird lediglich dann ein Räuber von aquatischen Arten, wenn die Tümpel austrocknen. Die Regulierung der Populationen dieser Art hängt hauptsächlich von der Tätigkeit des Grünspechtes ab *(Picus viridis)*.

15. Der Autor untersuchte 43 Tümpel und 10 Kanäle. Um zu massive und häufige Probenentnahmen zu vermeiden, beobachtete er die Fauna *in situ*. Fallenfänge und Markierungen wurden durchgefährt ebenso wie Aufzuchten im Labor, um die Feldbeobachtungen zu ergänzen.

16. Als Schlussfolgerung zieht der Autor die Aufmerksamkeit auf das dynamische Gleichgewicht, das in den von ihm untersuchten aquatischen Biotopen herrscht und auf das Verschwinden von diesen, wenn das Torfmoor das Endstadium seiner Vegetationsentwicklung erreicht haben wird, wenn es nämlich von einem Wald von Legföhren (dem Klimax-Stadium) bedeckt sein wird.

SUMMARY

1. The peat bog of Le Cachot is situated at an altitude of 1050 m, in the valley of La Brévine. The author has studied the ecology of the insects bound to the aquatic habitat of this peat bog (ponds and channels).
2. The climate of the valley of La Brévine (macroclimate) is rainy (annual average rainfall: 1446 mm) and cold (annual average temperature: +4,7°C). Winter lasts about 6 months. Nocturnal mists occupy the bottom of the valley from the end of Summer, through Autumn and into Winter.
3. In the peat bog, temperature fluctuations, air humidity and dryness are accentuated with regard to the macroclimate during the period of fine weather.
4. The peat bog contains a phreatic water table which surfaces in its centre. The water level in the ponds indicates the level of the water table. The channels represent the minimum level of the latter. Precipitations represent the only source of water.
5. When the ponds dry up, the vegetable deposits harden on the bottom and form a protective crust which retards evaporation of the subjacent peat layer. The peripheric channels are permanently filled with water.
6. The humid centre of the peat bog is occupied by the *Sphagnetum-medii*. This plant association is surrounded by the *Sphagno-Mugetum*. The pine forest is itself separated from the edge of the peat bog by degraded moors.
   The ponds belong to the *Scheuzerietum* in various degrees of evolution. The author has classified the ponds on the basis of their floristic composition by adopting the method proposed by MOUNTFORD. The vegetation of the high bog is evolving gradually towards its climax *(Sphagno-Mugetum)*. This implies that the ponds are being filled by Sphagnum.
   The channels contain chiefly a floating vegetation (bladderwort and filamentous algae).
7. The author has established an almost complete list of insects bound to the aquatic habitat and has studied their distribution in the various stations. He also establishes a list of insect communities which occur constantly in the chosen biotopes.
8. The insects appear in large numbers in Spring and disappear just as rapidly when the cold weather sets in.
9. The surface of the stations determines the variety of the species and the abundance of the populations of the surface living insects. In smaller stations, one species tends to supplant the others.

The depth of the water exerts a selective effect on the insects according to their size and their mobility.
When there is much insolation, the mud deposits rise and accumulate at the surface. Larvae of the smaller species are abundant here. Aquatic and surface predators find sufficient food since consumers I are frequent in these stations.

10. Herbaceous vegetation in the ponds and along the banks of the channels is necessary for egg-laying of several species. It facilitates metamorphosis of Odonata. Along the banks, the leaves bending towards the water make refuges for numerous larval forms.
In the channels, bladderwort and filamentous algae support the microfauna and those species which do not swim easily in deep water. This vegetation serves as food for tadpoles.

11. One can distinguish deep channels, shallow channels and a combination of both, so called mixed channels. The latter contain most species since they include both deep and shallow water species.
Frogs *(Rana temporaria)* lay their eggs in the mixed channels.
It is possible to observe zones along the banks of these channels determined by the degree of imbibition of the peat (Dolichopodid zone, Carab and Saldula zones).
In the high bog, the ponds in the centre are deeper than those of the NW and SW parts of the bog, and their fauna is also richer.

12. Development cycles of the insects can be divided into four categories:
   1. A single generation per year; the adults hibernate.
   2. A single generation per year; the eggs and the larvae hibernate.
   3. Two generations per year.
   4. A single generation every two years.

13. The author has studied the influence of ecological factors on insect reproduction and on larval survival.
Snow acts as a protection for hibernating species.
The rate of development of the eggs and larvae is determined by the temperature. The latter also influences the behaviour of certain species (Hydrophilids).
Insolation is bound to the temperature but it also has its individual effect. It determines, for instance, the time of flight and the migration of aquatic species and also the surface activities of the high bog carabs.
Medium of strong winds force the large anisopterans to land, thus preventing them from feeding and breeding. The effect of the winds on smaller winged insects which occupy the herbaceous, arbustive and pine-tree levels, is slight.

Drying up of the ponds favours predation of aquatic species by those inhabiting the surroundings.
Variations of the water level may have catastrophic consequences for the eggs of aquatic insects.

14. Predation and cannibalism are regulative factors among the populations.
    — On the surface of the water, population regulation of *Gerris* results from predation of the young larvae by older larvae and by adults.
    — *Dolomedes fimbriatus* plays a decisive role in the disappearance of *Lestes sponsa*.
    — Cannibalism is intense among dytiscid and hydrophilid larvae.
    — Where there is abundance of grass-frog tadpoles, the large species of insect predators are attracted *(Dytiscus marginalis, Acilius sulcatus, Notonecta glauca)*.
    — *Formica rufa* becomes a predator of aquatic species only when the ponds dry up. The populations of this species are themselves regulated by the green woodpecker (*Picus viridis)*.

15. The author has studied 43 ponds and 10 channels. In order to avoid taking too many and too abundant individual samples, the fauna has been observed *in situ*.
    Trapping and marking were also done as well as breeding in captivity in order to complete the observations in the field.

16. The author finally draws attention to the dynamic balance which determines the living conditions in the aquatic habitats studied and, to the disappearance of the latter when the peat bog will have attained the ultimate evolution of its vegetation, i.e. when it will be covered by a forest of mountain pine (climax stage).

BIBLIOGRAPHIE

*AGUESSE, P. C. 1968. *Les Odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des îles Atlantiques*. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Vol. 4. Masson & Cie, Paris. 258 pp.

AMANN, J. 1928. *Bryogéographie de la Suisse*. Matériaux pour la Flore cryptogamique suisse. Vol. 6. Fasc. 2. Zurich, 453 pp.

*AUBERT, J. 1959. *Plecoptera*. Insecta Helvetica (Fauna). La Concorde, Lausanne, 140 pp.

*BALFOUR-BROWN, F. 1940. *British water beetles*. Vol. 1. The Ray Society, London, 375 pp.

— 1950. *British water beetles*. Vol. 2. The Ray Society, London, 394 pp.

— 1958. *British water beetles*. Vol. 3. The Ray Society, London, 210 pp.

BEAUMONT, J. DE. 1941. *Les Odonates de la Suisse romande*. Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 61: 441-450.

* Principales faunes utilisées.

*Bernard, F. 1968. *Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale.* Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Vol. 3. Masson & Cie, Paris, 411 pp.

Bertrand, H. 1954. *Les insectes aquatiques d'Europe.* Tome 1. Lechevalier, Paris, 556 pp.

— 1954. *Les insectes aquatiques d'Europe.* Tome 2. Lechevalier, Paris, 547 pp.

Bourquin, E. 1918. *Contribution à l'étude des Protozoaires de la Vallée de La Chaux-de-Fonds.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 43: 2-59.

Brinkhurst, R. O. 1966. *Population dynamics of the large pondskater Gerris najas Degeer* (Hemiptera-Heteroptera). J. Anim. Ecol. 35: 13-25.

Brocher, F. 1937. *L'aquarium de chambre.* Les Naturalistes belges, Bruxelles, 401 pp.

Burger, A. 1959. *Hydrogéologie du bassin de l'Areuse.* Bull. Soc. neuch. Géogr. 52: 5-304.

Chauvin, R. 1967. *Le monde des Insectes.* Hachette, Paris, 254 pp.

Clarke, G. L. 1965. *Elements of ecology.* New York, 560 pp.

Dajoz, R. 1970. *Précis d'écologie.* Dunod, Paris, 357 pp.

Dowdeswell, W. H. 1963. Practical animal ecology. Methuen, London, 320 pp.

Du Bois, A. M. et Geigy, R. 1935. *Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool. 42: 169-248.

Duffey, E. 1968. *An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes.* J. Anim. Ecol. 37: 641-674.

Dussart, B. 1966. *Limnologie. L'étude des eaux continentales.* Gauthier-Villars, Paris, 677 pp.

Gaspar, C. 1966. *Étude myrmécologique des tourbières dans les Hautes-Fagnes en Belgique (Hymenoptera Formicidae).* Rev. Ecol. Biol. Sol. 3: 301-312.

Gisin, H. 1943. *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursiongebiet Basels.* Rev. suisse Zool. 50: 131-224.

* — 1960. *Collembolenfauna Europas.* Muséum d'Histoire naturelle, Genève, 312 pp.

*Guignot, F. 1947. *Coléoptères Hydrocanthares.* Faune de France, 48, 287 pp.

Harnisch, O. 1926. *Studien zur Oekologie und Tiergeographie der Moore.* Zool. Jahrb. Syst. 51: 1-166.

— 1929. *Die Biologie der Moore.* E. Schweizerbart, Stuttgart, 146 pp.

*Heymons, R. und S., und Kuhlatz, T. 1909. *Collembola, Neuroptera, Rhynchota.* Süsswasserfauna Deutschlands, 7. Fischer, Jena, 112 pp.

Illies, J. 1967. *Limnofauna europea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Oekologie.* Fischer Verlag, Stuttgart, 474 pp.

Ischer, A. 1935. *Les tourbières de la vallée des Ponts-de-Martel.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 60: 78-168.

*Jeannel, R. 1941. *Coléoptères Carabiques.* Faune de France, 39, 1173 pp.

*Klapalek, F. und K. Grünberg. 1909. *Ephemerida, Plecoptera, Lepidoptera.* Süsswasserfauna Deutschlands, 8, 167 pp.

Kuhnelt, W. 1969. *Écologie générale.* Masson & Cie, Paris, 359 pp.

*Kühnt, P. 1911. *Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands.* Schweizerbartsche, Stuttgart, 1138 pp.

Lamotte, M., D. Gillon et Y., G. Ricou. 1969. *L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'Invertébrés en milieux herbacés. In:* Lamotte, M. et Bourlière, F. *Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.* Masson & Cie, Paris, pp. 7-54.

le Berre, J. R. et M. Roth. 1969. *Les pièges à eau. Ibid.* pp. 65-78.

LELOUP, E. et S. JACQUEMART. 1963. *Écologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, La Fange aux Mochettes)*. Mém. Inst. Sci. nat. Belg. 149, 159 pp.

LEMÉE, G. 1967. *Précis de biogéographie*. Masson & Cie, Paris, 358 pp.

LINDER, A. 1946. *2. Beitrag zur Coleopteren-Fauna der Schweiz*. Bull. Soc. ent. suisse. 20: 197-207.

LINDLEY, D. V. and J. C. P. MILLER. 1968. *Cambridge elementary statistical tables*. Cambridge, 35 pp.

*LONGFIELD, C. 1949. *The Dragonflies of the British Isles*. Warne and Co., London and New York, 256 pp.

MATTHEY, F. 1971. *Contribution à l'étude de l'évolution tardi et postglaciaire de la végétation dans le Jura central*. Mat. pour le levé géobot. de la Suisse, Fasc. 53, 86 pp.

MATTHEY, W. 1962. *Les sphaignes de la tourbière du Cachot*. Non publié.

— 1964. *Observations écologiques dans la tourbière du Cachot*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 87: 103-135.

*MITIS, H. VON. 1937. *Oekologie und Larvenentwicklung der Mitteleuropäischen Gerris-Arten (Heteroptera)*. Zool. Jahrb. Syst. 69: 337-372.

MONARD, A. 1947. *Notes de faunistique neuchâteloise*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 70: 109-115.

MORRIS, M. G. 1969. *Associations of aquatic Heteroptera at Wood-walton fen, Huntingdonshire and their use in characterizing artificial aquatic biotopes*. J. applied Ecology 6: 359-373.

MOUNTFORD, M. D. 1962. *An index of similarity and its application to classificatory problems*. Progress in Soil Zoology. Butterworths, London, pp. 43-50.

NYS, L. 1954. *La capacité pour l'eau et le pH des tourbières bombées*. Ann. Soc. Géol. Belg. 77: 289-296.

— 1955. *La circulation de l'eau dans les tourbières bombées*. *ibid*. 78: 463-467.

VAN OYE, P. 1949. *La périodicité des algues*. Bull. Soc. Bot. Nord Fr. 2: 72-81.

POISSON, R. 1924. *Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques*. Bull. biol. Fr. Belg. 58: 49-305.

* — 1957. *Hétéroptères aquatiques*. Faune de France, 61, 263 pp.

— G. et G. RICHARD. 1957. *Contribution à l'étude de l'essaimage des Corixidae (Hémiptères Hétéroptères aquatiques*. Vie et Milieu. 8: 243-252.

RAMAMURTY, P. S. and J. KRISHNANANDAM. 1967. *Morphological and histochemical study of the scent gland on the pond skater Gerris spinolae Leth. et Sev. (Gerridae, Insecta)*. Zool. Anz. 178: 198-210.

*REITTER, E. 1909. *Coleoptera*. Süsswasserfauna Deutschlands, 3-4, 235 pp.

RICHARD, J. L. 1961. *Les forêts acidophiles du Jura*. Mat. pour le levé géobot. de la Suisse. Fasc. 38. 164 pp.

RICOU, G. 1967*a*. *Étude biocoenotique d'un milieu « naturel ». La prairie permanente pâturée*. I.N.R.A., Paris, 154 pp.

— 1967*b*. *Recherches sur les populations de Tipules. Action de certains facteurs écologiques sur Tipula paludosa Meig*. Ann. Epiphyties, 18: 451-481.

*ROBERT, P. A. 1958. *Les Libellules (Odonates)*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel et Paris, 364 pp.

ROUGEMONT, F. DE. 1903-1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 29 et 31, pp. 1-366.

SCHIEMENZ, H. 1954. *Ueber die angebliche Bildung der Libelle Leucorrhinia dubia v.d.Lind. an das Hochmoor*. Zool. Jahrb. Syst. 82: pp. 473-480.

SCHMID, F. 1955. *Contribution à l'étude des Limnophilidae (Trichoptera).* Thèse. Imprimerie La Concorde, Lausanne.

*SCHMIDT, E. 1929. *Odonata.* Die Tierwelt Mittel Europas. Vol. 4 (1*b*). Quelle und Meyer, Leipzig, 66 pp.

SCHMIDT, G. 1957. *Einige Notizen über Dolomedes fimbriatus (Cl.).* Zool. Anz. 158: 82-97.

SCHWERDTFEGER, F. 1963. *Oekologie der Tiere. Autökologie.* Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin, 461 pp.

*SOUTHWOOD, T. R. E. and D. LESTON. 1959. *Land and water bugs of the British Isles.* Warne, London and New York, 436 pp.

SPINNER, H. 1926. *Le climat de la Vallée de la Brévine.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 51: pp. 20-52.

STEINER, H. 1950. *Die Bindung der Hochmoorlibelle Leucorrhinia dubia Vand. an ihren Biotop.* Zool. Jahrb. Syst. 78: 65-96.

*STIERLIN, G. 1900. *Die Käferfauna der Schweiz.* Bolli und Böcherer, Schaffhausen, 667 pp.

THIÉBAUD, M. A. 1970. *Contribution à l'étude des Protozoaires de la tourbière du Cachot.* Non paru.

THIÉBAUD, M. et J. FAVRE. 1906. *Contribution à l'étude de la faune des eaux du Jura.* Ann. Biol. lacustre. 1: 1-57.

THIÉBAUD, M. 1911. *Les Rotateurs du canton de Neuchâtel.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 38: 3-16.

— 1908. *Les Entomostracés du canton de Neuchâtel.* Ann. Biol. lacustre. 3: 1-64.

— 1936. *Harpacticides muscicoles des Alpes et du Jura.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 61 : 183-203.

TINBERGEN, L. 1941. *Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les Hautes-Fagnes de Belgique.* Mém. Soc. r. Sci. Liège. 4[e] série. Vol. 4: 21-76.

*ULMER, G. 1909. *Trichoptera.* Süsswasserfauna Deutschlands, 5-6, 326 pp.

* — 1929. *Ephemoptera (Agnatha).* Die Tierwelt Mittel Europas. Vol. 4 (1b), 43 pp.

* — 1936. *Trichoptera.* Ibid. Vol. 6, 46 pp.

WILLIAMS, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature.* Academic Press, London and New York, 324 pp.



A. Vue générale de la tourbière (direction S.-E.).



B. Le canal 12, Exemple de canal peu profond.

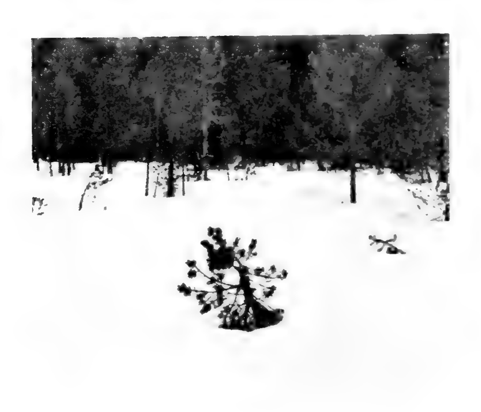


C. La mare Pochon.



D. Le fossé Pochon; le canal 6 est au premier plan.

Planche III et IV — Colonisation du *Sphagnetum medii* par les pins.



E. Premier stade de la colonisation des replats.



F. Ilot de *Sphagno-Mugetum* en formation.



G. Ilot de *Sphagno-Mugetum* à un stade plus avancé. Le pin pionnier est au centre.



H. Ilot de *Sphagno-Mugetum*. Le pin pionnier est mort sur pied.



ot forestier poursuit sa croissance alors que le pin pionnier s'est effondré.



J. Ilot de pins en plein épanouissement (arbres de 5 à 6 m de hauteur).



K. Ilots de pins dans la partie nord de la tourbière.



L. Le stade final de la colonisation voit les différents îlots se rejoindre pour former une forêt continue.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 2

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 78 **Fascicule 3** **1971**

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

DÉCEMBRE 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 3

Rédaction

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.— UNION POSTALE Fr. 160.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 78, n° 14 à .40 — Octobre 1971

COMMUNICATIONS
FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A FRIBOURG LES 27 ET 28 MARS 1971

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN FREIBURG DEN 27. UND 28. MÄRZ 1971

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Martin, R. (Naples). Zur Lokalisierung von Transmittersubstanzen im *Octopus* Gehirn.

Jotterand, M. (Lausanne). Cytologie comparée du genre *Mus* et origine des Leggadas africaines.

Matthey, R. (Lausanne). Cytologie comparée du genre *Thamnomys* Th. (Mammalia, Muridae).

Römer, F. (Bern). Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schwärmzeit von *Chironomus plumosus* L. im Jahresverlauf.

Hadji-Azimi, I. (Genève). Quelques caractéristiques des immunoglobulines de *Xenopus laevis*.

Mislin, H. (Mainz). Experimenteller Nachweis des Opto-Cardialen Hemmreflexes bei Dekapoden-Tintenfischen.

Bühlmann, G. und **Lüscher, M.** (Bern). Immunologischer Nachweis eines Weibchenproteins und dessen Beziehung zur Eireifung bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*.

Went, D. F. (Zürich). Einige Phänomene der Embryonalentwicklung der paedogenetischen Gallmücke *Heteropeza pygmaea*.

Swiderski, Z. (Genève). Ultrastructure d'embryons primaires de *Hymenolepis diminuta*.

Swiderski, Z. (Genève). Microscopie électronique des systèmes néphridiens de Cestodes *(Catenotaenia pusilla, Hymenolepis diminuta, Inermicapsifer madagascariensis)*.

N° 14. S. v. Boletzky. — Zu den Lageveränderungen von Octopoden — Embryonen (Mollusca: Cephalopoda).

(Mit 4 Textabbildungen)

Laboratoire Arago, Laboratoire associé au C.N.R.S., 66 Banyuls-sur-Mer, France.

Einleitung

Die ersten Angaben über eine Umkehrung des *Octopus*-Keims innerhalb seiner gestielten Eihülle (Chorion) sind Lankesters (1875) Beobachtungen über die Cephalopodenentwicklung zu entnehmen. In der Legende zur Abbildung eines *Octopus*-Eies vermerkt er: „N.B. — ... the egg *reverses its position* in the egg shell, the cleavage pole taking up its position nearest the egg stalk..." (Schrägdruck im Original). Damit ist die Tatsache, dass die Keimscheibe von der Seite der Mikropyle zum entgegengesetzten Stielende des langgestreckten Chorions verlagert wird, klar umschrieben. Seltsamerweise ignorierte Naef (1928) diesen auffälligen Prozess, unter anderem wohl darum, weil die Veränderung der Keimlage ohne jeden erkennbaren Einfluss auf die Entwicklung der Embryonen bleibt. 1933 beschreibt Portmann aufgrund neuer Beobachtungen die Umkehrung des *Octopus*-Keims und weist darauf hin, dass — abgesehen von Lankesters Notiz — auf ihr regelmässiges Auftreten auch aus Abbildungen und Angaben in den Veröffentlichungen von Korschelt und Heider (1893), Rochebrune (1896) und Monticelli (1921) geschlossen werden kann. Als einzige Ausnahme nennt Portmann *Argonauta argo*; bei dieser Art tritt keine Lageveränderung ein. Bei *Octopus vulgaris* findet nach Portmanns Angaben zwischen den Stadien VI und VIII (Stadieneinteilung nach Naef, 1928) eine erste Umkehrung statt; gegen Ende der Embryonalentwicklung, im Stadium XIX-XX, wird sie durch eine zweite Umkehrung, die unter heftigen Kontraktionen der dorsalen Mantelmuskulatur von der nahezu schlüpfreifen Larve aktiv unternommen wird, rückgängig gemacht. In einer späteren Notiz beschreibt Portmann (1937) die zweimalige Lageveränderung der Embryonen von *Eledone moschata* und *Tremoctopus violaceus*. Ergänzende Beobachtungen über die erste Umdrehung der Embryonen von *Tremoctopus violaceus* teilt Sacarrão (1950) mit. 1956 geben Portmann und Wirz weitere Einzelheiten über die erste Umkehrung der *Octopus*-Keime bekannt; sie beobachten, dass Embryonen, die sich im Stadium VIII nicht umgekehrt haben, absterben, und sie bezeichnen ferner die zweite Umkehrung als Vorbedingung für das Ausschlüpfen der Larven. In einer Filmstudie über die Embryonalentwicklung von *Octopus vulgaris* dokumentieren Painlevé und Orelli (1958) die beiden

Lageveränderungen. Sehr detailliert schildern ORELLI und MANGOLD-WIRZ (1961) den Ablauf der ersten Umkehrung bei *Octopus vulgaris*; sie stellen die Hypothese auf, die erste Umkehrung erfasse nicht den gesamten Keim, sondern nur seine peripheren Schichten, und sie betonen wiederum, die erste Umkehrung sei Voraussetzung für eine normale Entwicklung der Embryonen. 1966 weist BOLETZKY nach, dass die zweite Umkehrung nicht notwendig für das Ausschlüpfen der Larven von *Octopus vulgaris* ist.

In einer zusammenfassenden Abhandlung zeigt SACARRÃO (1968), dass die Hypothese von ORELLI und MANGOLD-WIRZ (1961) unhaltbar ist; er weist auf die Bedeutung des Netzes von Plasmafortsätzen des Dottersyncytiums, die die Dottermasse durchziehen, hin und bekräftigt die von ihm schon früher vertretene Auffassung, dass sich der Keim gesamthaft umkehrt. Die zweimalige Lageveränderung der Embryonen von *Octopus joubini* und *Octopus briareus* wird von BOLETZKY (1969) erwähnt; überraschend ist die Beobachtung, dass einige der Embryonen von *Octopus joubini* die zweite Umkehrung nicht nur einmal, sondern dreimal durchführten. Die zweifache Lageveränderung der Embryonen von *Eledone cirrosa* wird von MANGOLD, BOLETZKY und FRÖSCH (1971) geschildert.

Den bis dahin immer noch unbekannten Mechanismus, der für die erste Umkehrung verantwortlich ist, klärt BOLETZKY (1971) anhand der Vorgänge bei Embryonen von *Octopus vulgaris*. Er stellt fest, dass der äussere Dottersack — entgegen früheren Darstellungen — dicht mit Cilienzellen besetzt ist, dass die Tätigkeit der Cilien die schon früher beobachtete Rotation des Keims um seine Längsachse (ORELLI und MANGOLD-WIRZ, 1961) unterhält, und dass eine einmalige, innert Stunden ablaufende Schwenkung ihrer Schlagrichtung um 180° die erste Umkehrung des Keims bewirkt.

Obschon die Lageveränderungen der Octopodenkeime durch die genannten Untersuchungen umfassend beschrieben sind, ist die Bedeutung der ersten Umkehrung völlig unbekannt. Die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen über das Ausbleiben der ersten Umkehrung sollen zur Klärung einiger Fragen beitragen.

MATERIAL UND METHODE

Untersucht wurden Eier von *Octopus vulgaris*, die in den Monaten Mai und Juni 1970 im Aquarium abgelaicht worden waren.

1. Aus Laichtrauben, die in frühen Embryonalstadien (Furchungsstadien) ins Laboratorium verbracht und unter künstlichen Bedingungen gehalten worden waren, wurden 50 Embryonen aussortiert, die die erste Umkehrung nicht durchgeführt hatten und zum Teil Anzeichen von Entwicklungsstörungen aufwiesen.

Diese Eier wurden in Glasschalen bei Zimmertemperatur (20-22° C) in täglich zweimal erneuertem Seewasser, soweit möglich bis zum Ausschlüpfen der Larven, gehalten.

2. Ferner wurden einem völlig gesunden Laich, der vom Muttertier gepflegt wurde, 100 Laichtrauben (mit je 500-1000 Eiern) entnommen und nach Embryonen ohne erste Umkehrung durchgemustert.

Ergebnisse

1. Von den 50 Embryonen der ersten Gruppe starben 29 vor dem Ausschlüpfen; von den verbleibenden 21 Larven konnten sich einige nicht völlig aus dem Chorion befreien, andere starben kurz nach dem Ausschlüpfen; 11 Larven schlüpften völlig normal und erwiesen sich in den folgenden Tagen als lebensfähig.
2. In 100 gesunden Laichschnüren wurden insgesamt 15 Embryonen gefunden, die die erste Umkehrung nicht durchgeführt hatten (Fig. 1); alle waren völlig normal entwickelt (Stadien XIV und XV). Diese Gruppe wurde für histologische Untersuchungen fixiert.

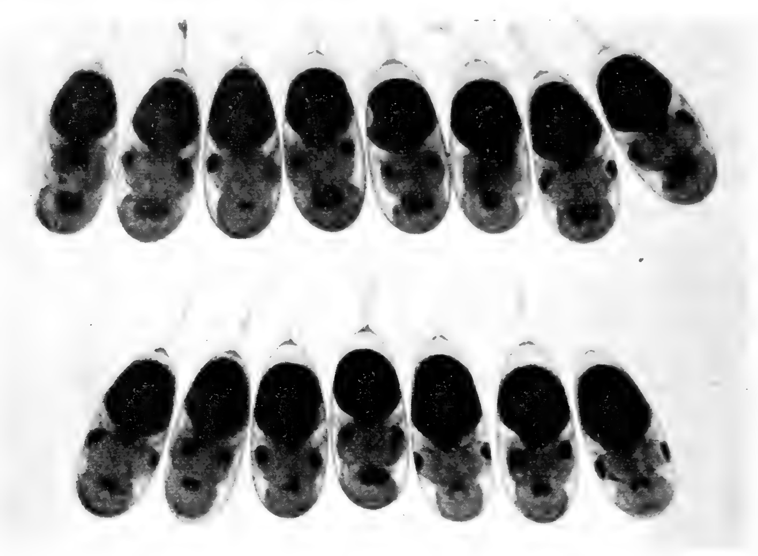


Abb. 1.
Embryonen von *Octopus vulgaris*,
die keine Lageveränderung durchgeführt haben, aus normalem Laich,
der vom Muttertier gepflegt wurde.

Zudem konnte in einem Fall die gesamte Entwicklung von Stadium VI bis zum Ausschlüpfen verfolgt werden. In einer Gruppe von Embryonen, an denen ich

den Verlauf der ersten Umkehrung beobachtete, befand sich ein Exemplar, das erst im Stadium IX mit der ersten Umkehrung begann; es gelangte nur bis zu einer Schräglage im Chorion, wie sie etwa nach dem ersten Drittel der Umkehrung vorliegt. Grund dafür dürfte der teilweise Verlust der Plastizität sein, dem die Embryokalotte aufgrund ihrer histologischen Veränderungen im Stadium IX unterliegt. In der Folge fiel der Embryo in seine ursprüngliche Lage zurück und entwickelte sich in dieser Stellung weiter bis zum Ausschlüpfen (Fig. 2). Die vollendete Umkehrung der Cilienschlagrichtung war bei diesem wie bei anderen



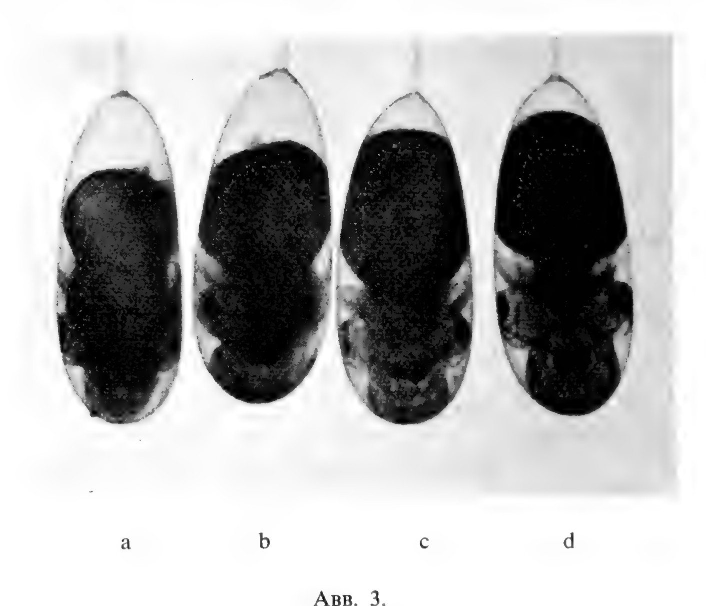
Abb. 2.
Nahezu schlüpfreife Larve von *Octopus vulgaris*, die keine Lageveränderung durchgeführt hat. Man beachte den normal entwickelten inneren Dottersack und das am Kopf eng anliegende Integument.

Exemplaren an der Rotationsrichtung zu erkennen (Boletzky, 1971). Es ist anzunehmen, dass im allgemeinen Embryonen, die die erste Umkehrung nicht durchführen, dazu ansetzen, sie aus den genannten Gründen aber nicht zu Ende zu führen vermögen.

Im Gegensatz zu *Octopus vulgaris* finden wir jedoch bei Formen mit grossen Eiern wie *Octopus briareus* (Boletzky, 1969) und *Eledone cirrosa* (Mangold et al., 1971) Embryonen in späteren Entwicklungsstadien, die immer noch in Umkehrung begriffen sind. Bei den genannten Formen vermag die Aktivität der Cilien des im Verhältnis zum eigentlichen Embryo ungleich viel grösseren Dottersackes den Widerstand der Embryokalotte zu überwinden (Boletzky, 1971).

Wie bereits angedeutet, rotieren auch Embryonen, die die erste Umkehrung nicht durchgeführt haben, um ihre Längsachse. Soweit Versuche mit freipräparierten Embryonen in Stadium X und folgenden gezeigt haben, liegt die Schlagrichtung der Cilien im rechten Winkel zur Längsachse des Embryos. Trotzdem zeigt sich sowohl bei normalen als auch — mehr oder weniger ausgeprägt — bei

nicht umgekehrten Embryonen, dass sich der Dottersack gegen das Chorionende „schraubt“ (Fig. 3c, d), also nicht die Tendenz zeigt, den Bereich des Chorions, der den grössten Umfang aufweist, einzunehmen (der Dottersack freipräparierter Embryonen nimmt immer Kugelgestalt an). Möglicherweise resultiert aus dem gesamten Bewegungszyklus der Cilien unter dem Druck des Chorions ein leichter „Vortrieb“ oder ein quer zur Richtung des effektiven Cilienschlags (Lokomo-



a b c d

Abb. 3.

Octopus vulgaris.
Embryonen ohne erste Umkehrung.
Aberrante Entwicklung, mehr oder weniger unförmig aufgetriebener Dotterhals *(a, b)*.
Normale Entwicklung im Stadium XIII *(c)* und XIV *(d)*, vor Beginn der Dotterverfrachtung.

tionsachse) wirkender Sog, der perivitelline Flüssigkeit von der Stielseite des Chorions absaugt. Auf jeden Fall ist damit dem Embryo, ob er die erste Umkehrung durchgeführt hat oder nicht, ausreichender Raum für eine vom Dottersack völlig unbehinderte Entwicklung gesichert. Häufig berührt das Mantelende des Embryos nich einmal das Chorion.

Das Ausbleiben des beschriebenen Vorganges kennzeichnet in ihrer Entwicklung gestörte Embryonen, die zudem eine ungewöhnliche Massierung von Dotter im Kopfabschnitt, verbunden mit mehr oder weniger weitgehenden Organdeformationen, aufweisen (Fig. 3a, b). In den meisten Fällen führte diese Art von Entwicklungsstörung zur extremen Form der im folgenden beschriebenen Aberranz und damit zum Tod des Embryos.

Im letzten Entwicklungsabschnitt ist eine Abweichung vom normalen Entwicklungsgang sehr verbreitet, die allerdings zu den häufigsten Entwicklungs-



Abb 4.

Octopus vulgaris.

Embryonen, die keine Lageveränderung durchgeführt haben: Exemplare mit übermässig vergrössertem innerem Dottersack in späteren Embryonalstadien (Datum neben Aufnahme). Ausser *b* (völlig aberrant) schlüpfen alle, wie bei *g* sichtbar, *c* lässt Dotter aus verletztem äusserem Dottersack (1.7.) im Chorion zurück. Letzte Larve schlüpft am 12.7.

störungen bei sämtlichen Cephalopodenkeimen gehört: der innere Dottersack wächst zu schnell an; die Dotterverfrachtung übertrifft die Resorption im Inneren des Embryos um ein vielfaches. In extremen Fällen werden die Organe des Embryos sowohl im Kopf- als auch im Körperbereich buchstäblich gesprengt, und der Embryo stirbt innert kurzer Zeit ab (Fig. 4b). In gemässigter Form kann eine starke Vergrösserung des inneren Dottersackes, selbst wenn sie das normale Ausmass bei weitem übertrifft, vom Embryo bewältigt werden (Fig. 4a, c-g). Verlust von Dottermaterial kann auf unvollständige Ueberwachsung des Dotters durch die Keimscheibe in frühen Stadien oder auf Verletzung des äusseren Dottersackes in späteren Stadien beruhen (Fig. 4c). In beiden Fällen kann sich der Embryo mehr oder weniger normal weiter entwickeln. Platzen des inneren Dottersackes bei übermässiger Vergrösserung scheint dagegen immer zum Tod des Embryos zu führen.

Während bei dotterreichen Eiern (z.B. *Octopus briareus*) unvollständiges Ueberwachsen des Dotters durch die Keimkalotte verhältnismässig häufig auftritt (Boletzky, 1969), ist dieses Phänomen bei *Octopus vulgaris* äusserst selten anzutreffen. Selbst wenn ein Drittel bis nahezu die Hälfte des Dotters frei bleibt, kann der Embryo die erste Umkehrung durchführen.

In einem Fall konnte beobachtet werden, dass ein Embryo den grösseren Teil seines Dotters nicht umwachsen hatte und sich (ohne erste Umkehrung) am freien Ende des Chorions zu einer Zwergform entwickelte und sogar ausschlüpfte. Diese kleine Larve war allerdings nicht schwimmfähig, da die relativ grosse Trichtertasche nicht in den rudimentären Mantel eingreifen konnte.

Die von Portmann (1933) beschriebene Ausweitung des dorsalen Integuments bildete sich bei den beobachteten Embryonen etwa im Stadium XIX zurück (Fig. 2), ohne dass eines der Tiere eine Lageveränderung, die der zweiten Umkehrung normaler Embryonen entspräche, durchgeführt hätte. Ansätze dazu sind nicht beobachtet worden; falls sie stattfinden, könnte sich die leicht birnförmige Ausbildung des Chorions in späten Stadien, die normalerweise die Durchführung der zweiten Umkehrung zu begünstigen scheint, hemmend ausgewirkt haben. Besonders aber dürfte ein übermässig vergrösserter innerer Dottersack eine Umkehrung verunmöglichen.

Diskussion

Die eingangs erwähnten Arbeiten lassen keinen Zweifel darüber, dass Lageveränderungen eine für Octopodenkeime typische Erscheinung darstellen. Der Anteil von Embryonen, die die erste Umkehrung nicht durchgeführt haben, liegt bei einem normalen *Octopus*-Laich in der Grössenordnung von ½-1‰, und die Umkehrung des Cilienschlags erfolgt — soweit beobachtet — sogar ausnahmslos.

Der weit grössere Prozentsatz bei Laich, der unter künstlichen Bedingungen im Laboratorium aufgezogen wurde, ist sicher auf Milieuverschlechterung, vor allem Sauerstoffmangel infolge ungleicher Wasserdurchströmung der Eitrauben zurückzuführen (vgl. PORTMANN, 1933). Das Ausbleiben der ersten Umkehrung ist in diesen Fällen als Folge einer Schädigung des Embryos zu betrachten. Es ist einleuchtend, dass diese Embryonen eine höhere Letalität zeigen als solche, die sich in frühen Stadien unter optimalen Bedingungen entwickeln konnten. Besonders hoch wird die Sterbensrate dann sein, wenn schon früh geschädigte Embryonen auch weiterhin ungünstigen Entwicklungsbedingungen unterliegen. Vermutlich handelte es sich bei den von früheren Autoren beobachteten Fällen von Absterben nach Ausbleiben der ersten Umkehrung um solche Exemplare.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen beweisen, dass sich Embryonen, die die erste Umkehrung nicht durchgeführt haben, durchaus zu lebensfähigen Larven entwickeln können. Diese Lageveränderung ist also nicht Vorbedingung für eine normale Weiterentwicklung.

Die entwicklungsphysiologische Bedeutung, die der ersten Umkehrung aufgrund der früheren Beobachtungen beigemessen werden konnte, entfällt somit. Wir können bestenfalls feststellen, dass angesichts der Form des Chorions und der des Embryos mit seinem Dottersack die durch die Umkehrung erreichte Stellung als die „natürlichere" erscheint. Da der Einsatz eines raffinierten Steuermechanismus für die koordinierte Schwenkung der Cilienschlagrichtung, die die erste Umkehrung bewirkt, im Laufe der Stammesgeschichte offensichtlich die Ausbildung einer bereits als „Verhalten" zu bezeichnenden zweiten Umkehrung nach sich gezogen hat, die wiederum nicht notwendig, dafür aber zweifellos umständlich ist, erscheint der denkbare Selektionswert der ersten Lageveränderung von Octopodenkeimen einigermassen zweifelhaft. Dies umso mehr, als *Argonauta* ohne Umkehrung auskommt, wie ich aus eigener Beobachtung an neuem (fixiertem) Material bestätigen kann.

Am ehesten scheint der Weg zu einer Deutung des Phänomens über die umfassende Analyse des Cilienapparates und seiner Aktivität bei allen Cephalopodenkeimen zu führen. Die Cilienbewegung erfüllt bei Octopodenkeimen offensichtlich die gleiche Funktion wie bei Decapoden-Embryonen, bei denen — soweit bekannt — die Schlagrichtung der Cilien gleich bleibt (RANZI, 1926). Die Cilienbewegung bewirkt direkt oder über die Rotation des Embryos Durchmischung der perivitellinen Flüssigkeit, die die Abfallprodukte des embryonalen Stoffwechsels aufnimmt. Zudem ist eine Begünstigung der Sauerstoffaufnahme durch den Embryo wahrscheinlich.

Bei Schnürungsexperimenten an *Loligo*-Eiern konnte ich feststellen, dass manche Embryonen im verengten Chorion um ihre Längsachse rotierten, obwohl laut RANZI (1926) die Schlagrichtung der Cilien auf dem Dottersack bei Decapoden einem bilateralsymmetrischen Muster folgt. Es wäre denkbar, dass ein

erster Entwicklungsschritt im Zusammenhang mit der Ausbildung des typischen Octopodenchorions, das im Gegensatz zur Eihülle der Decapoden sich im Laufe der Embryonalentwicklung nur wenig erweitert und den Keim in allen Stadien eng umschliesst, zur Ausbildung einer durchwegs transversalen Schlagrichtung der Cilien geführt hat, die die Rotation um die Längsachse begünstigt.

Aufgrund welcher Faktoren eine allmähliche Schlagumkehr zustande kommen kann, wird sich auf experimentellem Weg wahrscheinlich ermitteln lassen. Hinweise in der neueren Literatur lassen das Vorhandensein entsprechender Mechanismen bei Protozoen vermuten.

Aufschlüsse darüber, wie wir uns die Etablierung der Cilienschlagumkehrung bei Octopodenkeimen im Laufe der Stammesgeschichte vorzustellen haben, sind von einer genauen Untersuchung der *Argonauta*-Embryonen zu erhoffen.

Eine Umkehrung der Embryonen von Sepioliden, deren Eier allerdings die typische, eher kugelige Form der Decapodeneier haben, ist kürzlich von Frösch-Gätzi, Fioroni und Mangold (1971) beobachtet worden; ob sie auf einer Veränderung oder gar Umkehrung der Cilienschlagrichtung beruht, ist noch nicht bekannt. Falls Sepiolidenkeime eine, wenn auch nur leichte, Veränderung der Schlagrichtung unter natürlichen Bedingungen aufweisen, könnten sie den Zugang zum Verständnis der Lageveränderungen von Octopodenkeimen vermitteln.

Zusammenfassung

- In einem gesunden, vom Muttertier gepflegten Laich beträgt bei *Octopus vulgaris* der Anteil der Embryonen, welche die erste Umkehrung nicht durchführen, weniger als 1‰.
- Bei künstlich aufgezogenem Laich ist ihr Anteil im allgemeinen bedeutend grösser.
- In einer Beobachtungsserie von 50 (im Labor aufgezogenen) Embryonen, die sich nicht umgekehrt hatten, entwickelten sich 21 bis zum Schlüpfen; 11 Larven waren nach dem Schlüpfen lebensfähig.
- Eine Umkehrung im Stadium XIX-XX („zweite Umkehrung") wurde bei diesen Embryonen nicht beobachtet.
- Häufigste Entwicklungsstörung bei den untersuchten Embryonen war eine zu schnelle Vergrösserung des inneren Dottersackes; selbst in starker Ausprägung kann sie aber vom Embryo bewältigt werden.
- Die erste Umkehrung, die durch eine allmähliche Umkehrung der Cilienschlagrichtung auf dem äusseren Dottersack zustande kommt, ist nicht Vorbedingung für eine normale Embryonalentwicklung.
- Die Aussichten für eine Deutung der Lageveränderungen werden diskutiert.

Summary

— A normal egg mass of *Octopus vulgaris*, undergoing egg care by the female, was observed to have less than 1‰ of embryos that did not change their position in the egg-shell («first reversion»).
— The percentage of such embryos is in general much higher in egg-masses which are reared in the laboratory.
— Of 50 embryos (raised artificially) that had not executed the first reversion, 21 reached hatching; of these, 11 larvae were viable.
— A reversion prior to hatching, corresponding to the «second reversion», did not occur.
— Excessive enlargement of the inner yolk sac from stage XV on is rather frequent in embryos that have not executed the first reversion; except for extreme degrees, this disturbance does not prevent further development and hatching.
— The first reversion, which is due to a gradual reversal of the ciliary beat on the outer yolk sac, is not a prerequisite for normal embryonic development.
— The significance of this process is unknown at present; potentialities of an interpretation are discussed.

Résumé

— Le pourcentage des embryons d'*Octopus vulgaris* qui n'effectuent pas le premier retournement est de l'ordre de 0,05% dans des conditions naturelles.
— Un pourcentage beaucoup plus important est observé chez des pontes élevées en absence de la femelle.
— Parmi 50 embryons (élevés en laboratoire) qui n'avaient pas effectué le premier retournement, 21 se sont développés jusqu'à l'éclosion; 11 larves ont vécu pendant quelques jours.
— Aucun de ces embryons n'effectua un retournement correspondant au « deuxième retournement ».
— Chez un bon nombre d'embryons, le volume du sac vitellin interne augmente trop rapidement à partir du stade XV, mais cet agrandissement accéléré, souvent très marqué, est supporté par la plupart des embryons.
— Le premier retournement, qui résulte d'un changement de direction du battement des cils couvrant la surface du sac vitellin externe, n'est pas indispensable à un développement embryonnaire normal.
— La signification du retournement est inconnue; certaines hypothèses sont discutées.

LITERATUR

BOLETZKY, S. VON. 1966. *Zum Schlüpfen von Octopus vulgaris Lam.* Verh. naturf. Ges. Basel 77: 165-170.

— 1969. *Zum Vergleich der Ontogenesen von Octopus vulgaris, O. joubini* und *O. briareus.* Rev. suisse Zool. 76: 716-726.

— 1971. *Rotation and first reversion in the Octopus embryo — a case of gradual reversal of ciliary beat.* Experientia 27: 558-560.

FRÖSCH-GÄTZI, V., P. FIORONI und K. MANGOLD. 1971. *Existence, chez les Sépiolidés, de mouvements réguliers pendant l'embryogenèse (Cephalopoda, Sepioidea).* C.R. Acad. Sci. Paris, D, 273 (13): 1144-1146.

LANKESTER, E. R. 1875. *Observations on the development of the Cephalopoda.* Quart. J. Micr. Sci. 15: 37-47.

MANGOLD, K., S. VON BOLETZKY und D. FRÖSCH. 1971. *Reproductive biology and embryonic development of Eledone cirrosa.* Mar. Biol. 8 (2): 109-117.

NAEF, A. 1928. *Die Cephalopoden.* Fauna Flora Golf Neapel. 35. Monogr. I. Teil, 2. Band, Embryologie.

ORELLI, M. VON und K. MANGOLD-WIRZ. 1961. *La blastocinèse de l'embryon d'Octopus vulgaris.* Vie Milieu 12: 77-88.

PAINLEVÉ, J. und M. VON ORELLI. 1958. *Embryogenèse de la pieuvre Octopus vulgaris.* (Film.) Inst. Cinématogr. Scientif., Paris.

PORTMANN, A. 1933. *Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (Octopus vulgaris* Lam.). Arch. Zool. exp. gén. 76: 24-36.

— 1937. *Die Lageveränderungen der Embryonen von Eledone und Tremoctopus.* Rev. suisse Zool. 44: 359-361.

— und K. WIRZ. 1956. *La blastocinèse de l'embryon de la Pieuvre (Octopus vulgaris* L.). C. R. Acad. Sci. Paris 242: 2590-2592.

RANZI, S. 1926. *La circolazione del liquido perivitellino nell'uovo dei Cefalopodi durante lo sviluppo embrionale.* Boll. Soc. nat. Napoli 38: 99-107.

SACARRÃO, G. F. 1950. *Sobre as primeiras fases da ontogénese de «Tremoctopus violaceus» Delle Chiaje.* Arqu. Museu Bocage 20: 1-123.

— 1968. *La blastocinèse de l'embryon de Tremoctopus.* Arqu. Museu Bocage (2a série) 2: 25-39.

N° 15. **H. Burla** und **C. Speich.** — *Lymnaea auricularia* und *Lymnaea ovata* im Zürichsee. (Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Einleitung

Nach der Auffassung von Hubendick (1945) bestehen in Europa nur zwei *Lymnaea*-Arten der Radix-Gruppe zu recht: *Lymnaea auricularia* und *Lymnaea ovata.* Zu diesem Schluss gelangte der Autor, nachdem er die bisher bekannt gewordenen taxonomischen Merkmale auf ihre Wirksamkeit bei der Artunterscheidung untersucht hatte. Mit Sicherheit lassen sich die Arten nur aufgrund anatomischer Verhältnisse voneinander sondern: bei *L. auricularia* bildet das Receptaculum seminis eine abgesetzte Kugel auf langem Stiel, bei *L. ovata* lediglich eine birnförmige Erweiterung auf kurzem, nicht vom Receptaculum abgesetzten Stiel. Sofern typische Vertreter vorliegen, lassen sich die Arten auch nach äusseren Merkmalen unterscheiden. Vergleicht man aber grössere Serien nicht ausgewählter Tiere, so stösst man stets auf intermediäre Ausbildungen, welche die Bestimmung erschweren oder verunmöglichen.

Auf Tauchgängen im Zürichsee, die seit Oktober 1969 zur Bearbeitung taxonomischer, faunistischer und ökologischer Projekte durchgeführt wurden, fiel ein umfangreiches Sammelmaterial an *Lymnaea* an, das, einige Individuen von *Lymnaea stagnalis* ausgenommen, nur aus den beiden Arten *L. auricularia* und *L. ovata* bestand. Für die sichere Artunterscheidung verliessen wir uns auf die Verhältnisse im Genitaltrakt. Galt es aber, lebende Tiere im See oder Labor provisorisch zu bestimmen, so benützten wir Färbungsmerkmale, die unseres Wissens von anderen Autoren noch nicht erwähnt wurden. Im folgenden teilen wir die bei der Artunterscheidung gewonnenen Erfahrungen mit.

Zur Ergänzung der taxonomischen Arbeit untersuchten wir Paare und Gruppen von Tieren, die in Kopula angetroffen wurden, auf Artzugehörigkeit. Die hierbei gesammelten Tiere bilden das Belegmaterial zum vorliegenden Bericht.

Ein Teil der Sektionen wurde von der technischen Assistentin Doris Kobelt ausgeführt. Herr Dr. H. Rüst, Zürich, las das Manuskript kritisch durch. Fräulein Barbara Boesch stellte die in Abbildung 1 gezeigten Fotos her.

Methoden und Material

Zum Einbringen kopulierender Tiere wurde getaucht bei Erlenbach (am 18., 23., 25. und 28. April), in der Limmat (am 30. April und 5. Mai), vor dem Strandbad Mythenquai (am 21. April) und bei Zollikon (am 16. April), im Jahr 1970. Ein Umkleideraum wurde uns in Erlenbach von Pfarrer Fred Nötzli zur Verfügung gestellt, in Zollikon von der Familie Dr. V. Stäheli-Fenner. Mit Erlaubnis städtischer Verwaltungsbeamter konnten wir im Strandbad Mythenquai einen Umkleideraum und einen Weidling unentgeltlich benützen und erhielten Einlass in die Badanstalt Stadthausquai. Ausser einem der Autoren (H. Burla) leisteten Tauchgänge: Uwe Goepel (Präparator am Zoologischen Museum), Fredy Knorr (Graphiker), Arthur Maag (Badmeister und Schwimmlehrer), Heinz Maag (Taucher am Zoologischen Museum), André Och (Kaufmann) und Jürg Stamm (Kaufmann). Im See wurden unsystematische Suchgänge bis zu einer Tiefe von 20 Metern durchgeführt.

Um die Schnecken für die anatomische Untersuchung und Konservierung vorzubereiten, wurden sie in einem kleinen, geschlossenen Gefäss gehalten, in Wasser, auf dessen Oberfläche einige Tropfen einer Menthol-Aethanol-Lösung (24 g Menthol auf 10 ccm Aethanol) auskristallisierten. Nach 24 Stunden waren die Tiere betäubt und befanden sich zumeist in ausgestrecktem Zustand. Die Fixierung erfolgte in einem Gemisch von 2 Teilen 80% Aethanol und 1 Teil 40% Formol während 24 Stunden. Die fixierten Stücke werden in 70% Aethanol, dem einige Tropfen Glyzerin zugesetzt wird, aufbewahrt. Die Methode wurde angegeben von Hubendick (1954).

Bis auf fünf wurden alle Tiere, welche zur Untersuchung der Kopulationsgruppen gesammelt worden waren, seziert und aufbewahrt. Die Präparate bestehen aus den Geschlechtsorganen ohne Penis, dem Mantel und dem Gehäuse. In 35 Fällen wurden sie auf Ektachrome 35 mm fotographiert. Das gesamte Belegmaterial aus dieser Arbeit, das unter Nr. 130001—130021 im Zoologischen Museum deponiert bleibt, umfasst 350 Präparate, davon 228 von *L. auricularia* und 122 von *L. ovata*, sowie Farbfotographien von 35 Präparaten (20 von *L. ovata*, 15 von *L. auricularia*).

Färbungsmerkmale

Bei Individuen, deren Fuss und Mantel dunkelgrau bis schwarz war, stellten wir die Diagnose „ ovata “, die sich anatomisch stets bestätigte. Tiere mit gelb-orangem, rotbraunem oder violett erscheinendem Weichkörper erwiesen sich ebenfalls als zu *L. ovata* gehörig. Schwierigkeiten beim Erkennen der Artzuge-

hörigkeit traten dagegen bei Tieren auf, deren Mantel die übliche blass gelbgraue Grundfarbe hat, auf der sich ein schwarzes Fleckenmuster ausbreitet. Bei Durchsicht von Serien lebender Tiere wurden wir jedoch gewahr, dass die zwei Arten nicht identisch gefleckt sind.

Bei *L. auricularia* (Abb. 1, links) zieht von der Basis der Schalenspitze ein kompakter Schrägstreif (a) gegen die Mitte der Schalenwölbung; er verläuft

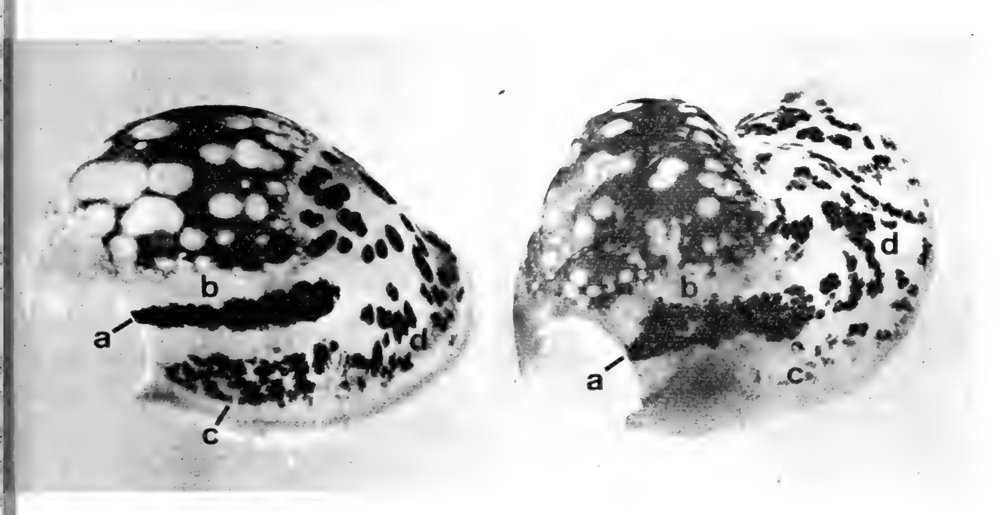


Abb. 1.

Mantel von *L. auricularia* (links) und *L. ovata* (rechts), aus der Schale entnommen, mit den arttypischen Fleckenzeichnungen auf hellem Grund.
a = der an der Basis der Schalenspitze beginnende Schrägstreif, b = helle Zone um den Schrägstreif, c = Fleckensaum am Schalenmündungsrand, d = Fleckenfeld.

parallel zum Mündungsrand oder konvergiert schwach mit ihm. Zu beiden Seiten und am Ende ist er eingeschlossen von einer hellen Zone (b). Zwischen ihr und dem Rand der Schalenmündung erstreckt sich ein Fleckensaum (c), der gegen die Mitte der Schalenwölbung mit einem ausgedehnten Fleckenfeld (d) in Verbindung steht.

Bei *L. ovata* (Abb. 1, rechts) konvergiert der Schrägstreif (a), der in der Regel breiter ist als bei L. auricularia, deutlicher erkennbar mit dem Mündungsrand, leitet dann aber ins Fleckenfeld (d) über. Die helle Zone (b) besteht oft nur an den Seiten des Schrägstreifs. Ein Fleckensaum (c) fehlt oder ist durch wenige kleine Flecken oder eine diffuse Trübung angedeutet. Bei geeigneter Beleuchtung lässt sich die charakteristische Fleckenzeichnung auch bei einem Teil der Tiere erkennen, deren Mantel und Fuss schwarz ist. Die dunkle Färbung solcher Tiere ergänzt nicht das Fleckenmuster, sondern überlagert es.

Obwohl die Fleckenmuster innerhalb jeder Art variieren, glauben wir doch, dass die Variation zwischen den Arten gesamthaft diskontinuierlich ist. Fast jede

Schnecke lässt sich nämlich aufgrund ihres Fleckenmusters eindeutig der einen oder anderen Art zuordnen, und alle Artbestimmungen im Material der Kopulationsgruppen, das 350 Tiere umfasst, wurden durch den Sektionsbefund verifiziert. Kleine Stichproben, die aus anderen Gewässern entnommen wurden, liessen erkennen, dass die Unterschiede im Fleckenmuster nicht nur bei Tieren aus dem Zürichsee vorkommen. So bewähren sie sich bei Tieren aus kleinen Bächen der Umgebung von Ellikon an der Thur. Gewiss ist unser Einzugsgebiet klein. Wir sind daher darauf gefasst, dass in ferneren Teilen des Verbreitungsareals beider Arten die von uns aufgezeigten Färbungsunterschiede ihre Gültigkeit verlieren.

In der Regel besteht auch zwischen Färbung und Schalenmerkmalen gute Übereinstimmung. *Lymnaea ovata* hat eher eine kleine, schlanke Schale, *L. auricularia* eher eine grosse, breite. Jedoch gibt es Ausnahmen von der Regel. So fanden wir bei anderen Tauchgängen unter zahlreichen eindeutig bestimmbaren Schnecken fünfzehn Exemplare, welche nach der Gehäuseform als *L. auricularia*, nach Färbungsmuster und Receptaculumgestalt als *L. ovata* anzusprechen waren. Schliesslich fiel uns kurz vor der Drucklegung dieser Schrift ein Tier in die Hand, das nach Schalenform und Receptaculumgestalt *L. ovata* zuzurechnen war, jedoch das Fleckenmuster von *L. auricularia* besass. Tiere, bei denen sich verschiedene Bestimmungsmerkmale widersprechen, sind aber selten.

Die Zusammensetzung von Kopulationsgruppen

Nach dem winterlichen Paarungsunterbruch wurden erstmals Ende März wieder kopulierende Tiere beobachtet. Nicht selten befanden sich mehr als zwei Partner in engem Körperkontakt. Auf acht Tauchgängen, die in die Zeit zwischen dem 16. April und 5. Mai fielen, nahmen wir vom Seeboden Kopulationsgruppen auf und konservierten sie in getrennten Behältern. Später wurden im Laboratorium die Partner je Gruppe gezählt und ihre Artzugehörigkeit bestimmt. Es galt zu erfahren, ob die Kopulationsgruppen artmässig homogen oder inhomogen zusammengesetzt seien. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Tabelle 1 verzeichnet.

Die meisten der 134 gesammelten Kopulationsgruppen bestanden aus nur zwei Partnern. Die Häufigkeit, mit der Dreier- und Vierergruppen auftraten, entspricht recht gut Erwartungen, die sich mit Hilfe der logarithmischen Verteilung (Williams, 1964) berechnen lassen; das goodness of fit-Chiquadrat beträgt ca. 1. Offenbar unterliegt das Sichfinden von Sexualpartnern weitgehend dem Zufall. Aus der Verteilung lässt sich mutmassen, dass im Durchschnitt eine unter etwa 120 Kopulationsgruppen auch aus fünf Partnern bestehen könnte.

Doch soll nun die für uns wichtigere Frage untersucht werden, ob innerhalb Kopulationsgruppen die Zusammensetzung nach Arten ebenfalls dem Zufall

TABELLE 1

Zusammensetzung von Kopulationsgruppen, die aus g = 2, 3 oder 4 Tieren bestehen. a = *L. auricularia*, o = *L. ovata*. p = Häufigkeit von *L. auricularia*. E = die nach Binominalverteilung erwartete Anzahl Individuen je Artkombination; B = Befund.

Anzahl Partner g	Kombination nach Arten	Anzahl Kopulationsgruppen je Kombin. B	Anzahl Kopulationsgruppen Summe	p	E	D=B—E	D^2/E	X^2
2	aa ao oo	59 18 29	106	0,6415	43,62 48,76 13,62	15,38 —30,76 15,38	5,42 19,40 17,37	42,19
3	aaa aao aoo ooo	10 7 1 5	23	0,6522	6,38 10,21 5,44 0,97	3,62 —3,21 —4,44 4,03	2,05 1,01 3,62 16,74	23,42
4	aaaa aaao aaoo aooo oooo	3 0 1 0 1	5	0,7	1,20 2,06 1,32 0,38 0,04			
			134					

überlassen ist. In Kolonne 6 der Tabelle 1 finden sich die Anzahl Kopulationsgruppen, mit denen zu rechnen wäre, würde die Kombination der Sexualpartner nur von der relativen Häufigkeit der Arten abhängen, im übrigen die Artzugehörigkeit aber ohne Einfluss sein. Die Erwartungen wurden berechnet aus der Expansion des Binoms $(p+q)^g$. Mit g ist die Anzahl Partner in der Kopulationsgruppe bezeichnet, mit p die Häufigkeit von *L. auricularia*, getrennt für Zweier-, Dreier- und Vierergruppen (Kolonne 5), und mit q = 1—p die Häufigkeit von *L. ovata*. In allen Fällen sind die artmässig gemischten Kombinationen im Sammelgut seltener vertreten, als bei zufälliger Kombination der Arten zu erwarten ist.

Das Ergebnis ist dazu angetan, uns zu beruhigen: zwar ist die sexuelle Isolation zwischen den Arten nicht so vollständig, wie zu hoffen war, doch zeigen die Kopulationsgruppen die Tendenz, aus Partnern zu bestehen, die der gleichen Art angehören. Wir rechnen daher mit der Möglichkeit, dass bei der Paarung eine chemotaktische oder ethologische Präferenz für Artgenossen wirksam ist. Ein

gleiches Ergebnis kann aber auch zustandekommen, wenn die Areale, die die zwei Arten im See besetzen, sich nicht völlig decken, sondern nur teilweise übereinandergreifen. Da wir die Kopulationsgruppen an verschiedenen Stellen der Uferhalde gesammelt hatten, in verschiedenen Wasserpflanzengesellschaften und auf Tiefen zwischen 1 bis 20 Metern, ohne dabei ihre Standorte im einzelnen zu protokollieren oder das Dichteverteilungsmuster der zwei Arten aufzunehmen, lässt sich die zweite Erklärungshypothese nicht ausschliessen. Das zahlenmässige Ergebnis in Tabelle 1 gibt demnach noch keinen sicheren Hinweis auf das Bestehen einer sexuellen Isolation zwischen den Arten.

Der Befund, dass die zwei Arten im See überhaupt der Kreuzbefruchtung obliegen, ist gewichtiger als der unsichere Beleg einer nur teilweise wirksamen sexuellen Isolation. Allerdings sind uns unter den 350 sezierten Schnecken, auf deren Untersuchung diese Schrift beruht, keine als Hybriden erkennbare Tiere begegnet. Wir schliessen daraus, dass die zwei Arten im See keine lebensfähigen Hybriden erzeugen. Kommt es tatsächlich zum Spermaaustausch zwischen Arten — was wir nicht erweisen —, so dürfte er die Bedeutung einer Pseudobefruchtung haben. Nachdem bekannt ist, dass *Lymnaea*-Arten zur Selbstbefruchtung neigen und dass bei Kopulation innerhalb Art die Partnerspermien anderen Zwecken dienen können als der Besamung der Eier (HORSTMANN, 1955), muss ein Spermaaustausch zwischen Arten nicht mit Hybridisierung gleichgesetzt werden. Vermutlich wird die reproduktive Isolation zwischen Arten erst nach dem Spermaaustausch wirksam. Dass die Isolation so spät einsetzt, kann von Vorteil sein: sie erlaubt jeder Art, selbst aus solchen Kopulationen, die zwischen artmässig verschiedenen Partnern erfolgen, Nutzen für ihre Fortpflanzung zu ziehen.

RELATIVE HÄUFIGKEIT UND ÖKOLOGISCHE VERTEILUNG DER ARTEN

Die Kopulationsgruppen, die im vorangehenden Kapitel behandelt wurden, enthielten 2(106) + 3(23) + 4(5) = 301 Tiere. Von ihnen gehörten 195, das sind rund 65%, der Art *L. auricularia* an. Auf den gleichen Tauchgängen, auf denen die Kopulationsgruppen eingebracht wurden, sammelten wir auch einige unverpaarte Tiere; die Auszählung ergab 33 Individuen von *L. auricularia* und 21 Individuen von *L. ovata*. Auch in diesem Material war *L. auricularia* mit etwa 60% der Individuen die häufigere Art.

Nach den Angaben anderer Autoren zu schliessen (AHO, 1966; BOYCOTT, 1936; ROSZKOWSKI, 1912) unterscheiden sich die zwei Arten in ihren ökologischen Ansprüchen. Ohne es hier mit Zahlen belegen zu wollen, stimmen wir dieser Ansicht bei, vor allem deshalb, weil zeit- und gebietsweise *L. ovata* in grösserer Tiefe als *L. auricularia* zu finden ist.

Résumé

Deux espèces de Mollusques aquatiques *Lymnaea auricularia* et *L. ovata* sont abondants sur le fond du lac de Zurich. Elles peuvent être distinguées l'une de l'autre par la coloration du manteau. Chez *L. auricularia* une zone claire (b dans la fig. 2) entoure la bande noire (a), séparant son extrémité de la zone tachetée (d) dorsale. Entre la bande (a) et le bord de l'ouverture de la coquille se trouve une bande densément tachetée (c). Chez *L. ovata*, l'extrémité de la bande noire (a) communique avec la zone dorsale tachetée (d), et le bord (c) est presque ou entièrement dépourvu de taches.

Chez 350 individus récoltés en trois endroits dans le lac et en un endroit dans son émissaire, la rivière Limmat, la disposition des taches était constante, avec des différences dans la forme de la coquille et dans la forme du receptaculum seminis (Hubendick, 1945). Parmi un grand nombre d'exemplaires récoltés à plusieurs reprises, un petit nombre cependant déviait d'une telle corrélation.

Les limnées ont été récoltés au printemps 1970, à une époque où des copulations étaient fréquemment observées. Les groupes copulants comprenaient jusqu'à quatre individus. Un total de 134 de ces groupes, récoltés en plongeant à une profondeur de 20 mètres, ont été analysés quant à leur composition (tableau 1). De nombreux groupes comportaient les deux espèces, mais leur fréquence était inférieure aux prévisions, compte tenu de la combinaison générale.

Summary

Two species of water snails, *Lymnaea auricularia* and *L. ovata*, are abundant bottom-dwellers in the Lake of Zurich. They can be told apart by the colouring pattern of the mantle. In *L. auricularia* a light zone (b in fig. 1) surrounds the black band (a), separating its tip from the spotted area (d) of the dorsum. Between the band (a) and the margin of the shell opening, there is a densly spotted band (c). In *L. ovata*, the tip of the black band (a) communicates with the spotted dorsal zone (d), and the margin at (c) is almost or entirely unspotted. In 350 snails collected at three places in the lake and at one place in its outlet, the river Limmat, the spotting pattern was consistent with differences in the shape of the shell and in the shape of the receptaculum seminis (Hubendick, 1945). Among many other snails collected on various occasions, however, a few deviated from such a correlation.

The snails were collected in spring of 1970, at a time when copulation was frequently observed. Copulation groups were seen to consist of up to four individuals. A total of 134 such groups were collected while scuba diving to a depth of

20 meters, and analysed as to their composition (table 1). Many groups contained both species, but were less frequent than anticipated if random combination is assumed.

LITERATUR

AHO, J. 1966. *Ecological basis of the distribution of the littoral freshwater molluscs in the vicinity of Tampere, South Finland.* Ann. zool. Fenn. 3: 287-322.

BOYCOTT, A. E. 1936. *The habitats of fresh-water mollusca in Britain.* J. anim. Ecol. 5: 116-186.

HORSTMANN, H.-J. 1955. *Untersuchungen zur Physiologie der Begattung und Befruchtung der Schlammschnecke Lymnaea stagnalis.* Z. Morph. Oek. Tiere 44: 222-268.

HUBENDICK, B. 1945. *Die Artabgrenzung bei den schwedischen Lymnaeiden der Radix-Gruppe.* Ark. Zool. 37A, No. 10: 1-57.

— 1954. *Viewpoints on species discrimination with special attention to medically important snails.* Proc. Malac. Soc. 31: 6-11.

ROSZKOWSKI, W. 1912. *Note sur les Limnées de la faune profonde du Lac Léman.* Zool. Anz. 40: 375-381.

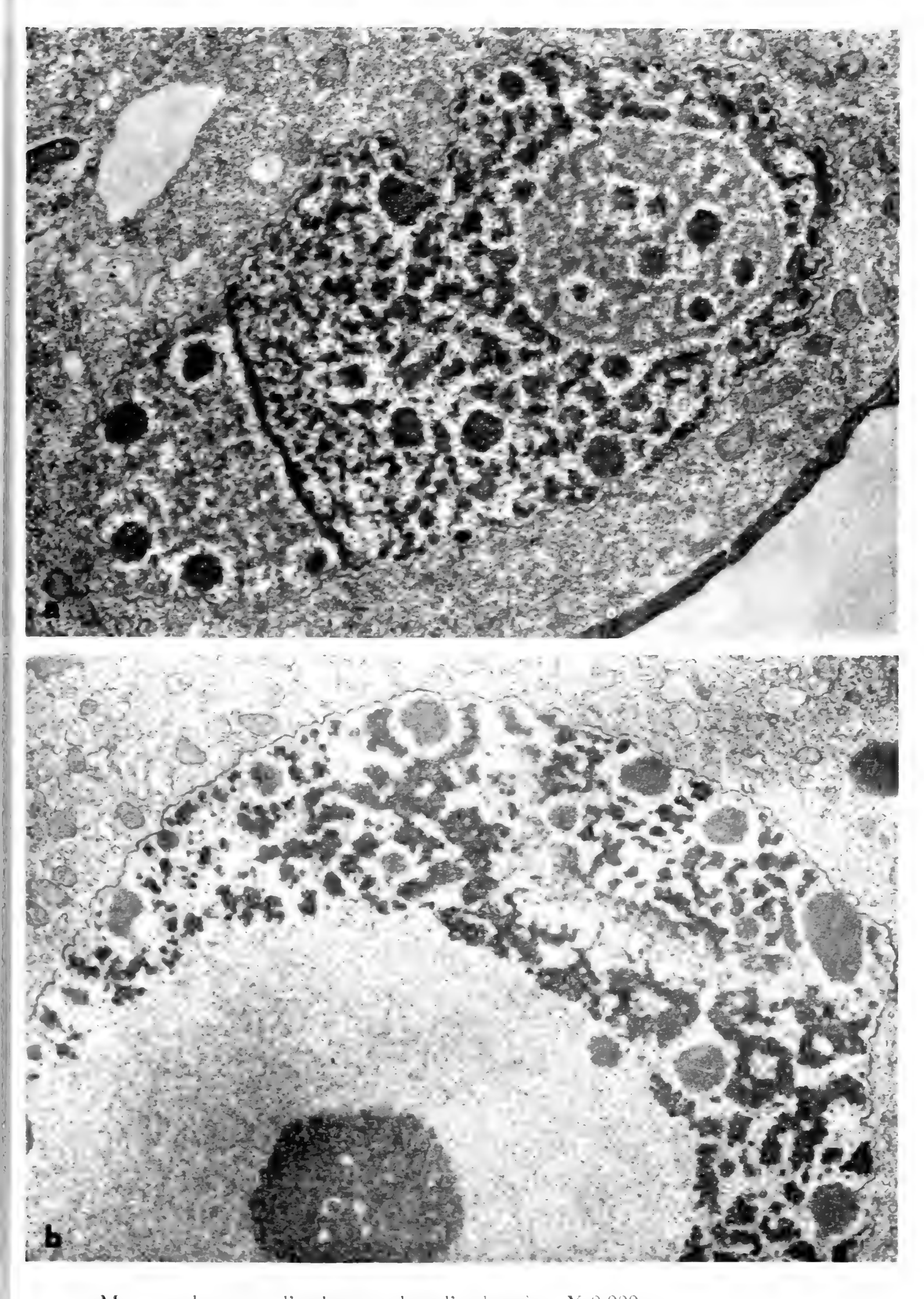
WILLIAMS, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology.* New York.

N° 16. **H.-A. Guénin** et **J. Fahrni**. — La structure fine des noyaux lors du bourgeonnement chez *Spirochona gemmipara* Stein (Cilié Chonotriche).[1] (Avec 4 planches.)

Institut de Biologie animale et de Zoologie, Université de Lausanne.

D'après diverses contributions anciennes dont la plus importante est due à TUFFREAU (1953), l'appareil nucléaire de *Spirochona gemmipara* se compose d'un macronucleus de type hétéromère, où le paramère est juxtaposé à l'orthomère, et de micronuclei variables de nombre suivant les individus. Lors de la phase de bourgeonnement, les micronuclei se divisent les premiers, d'une manière approximativement synchrone, selon des modalités qui n'ont pas été précisées. Le macronucleus, cependant, subit des modifications complexes qui se manifestent

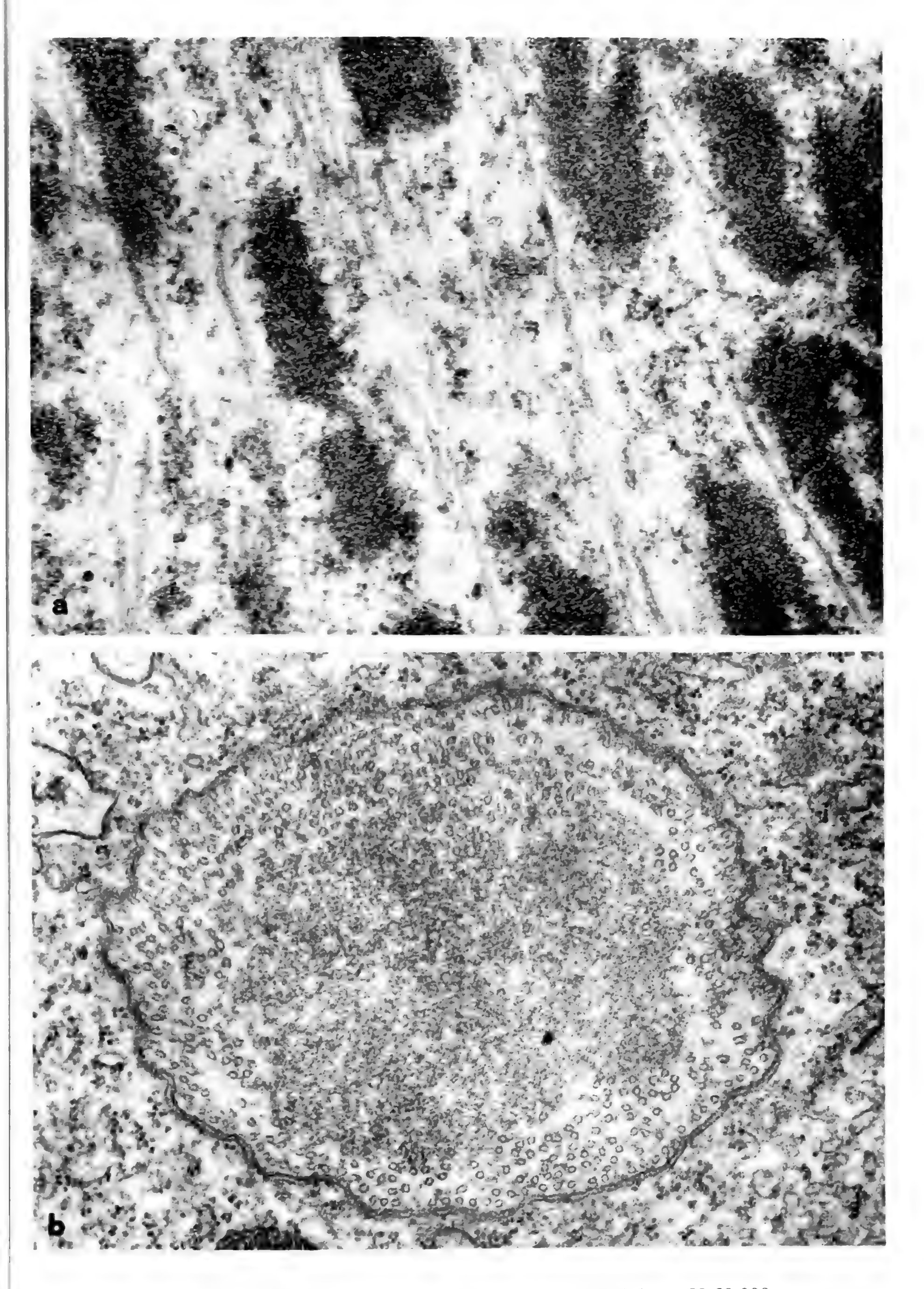
[1] Travail effectué grâce au subside N° 3.30.68 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.



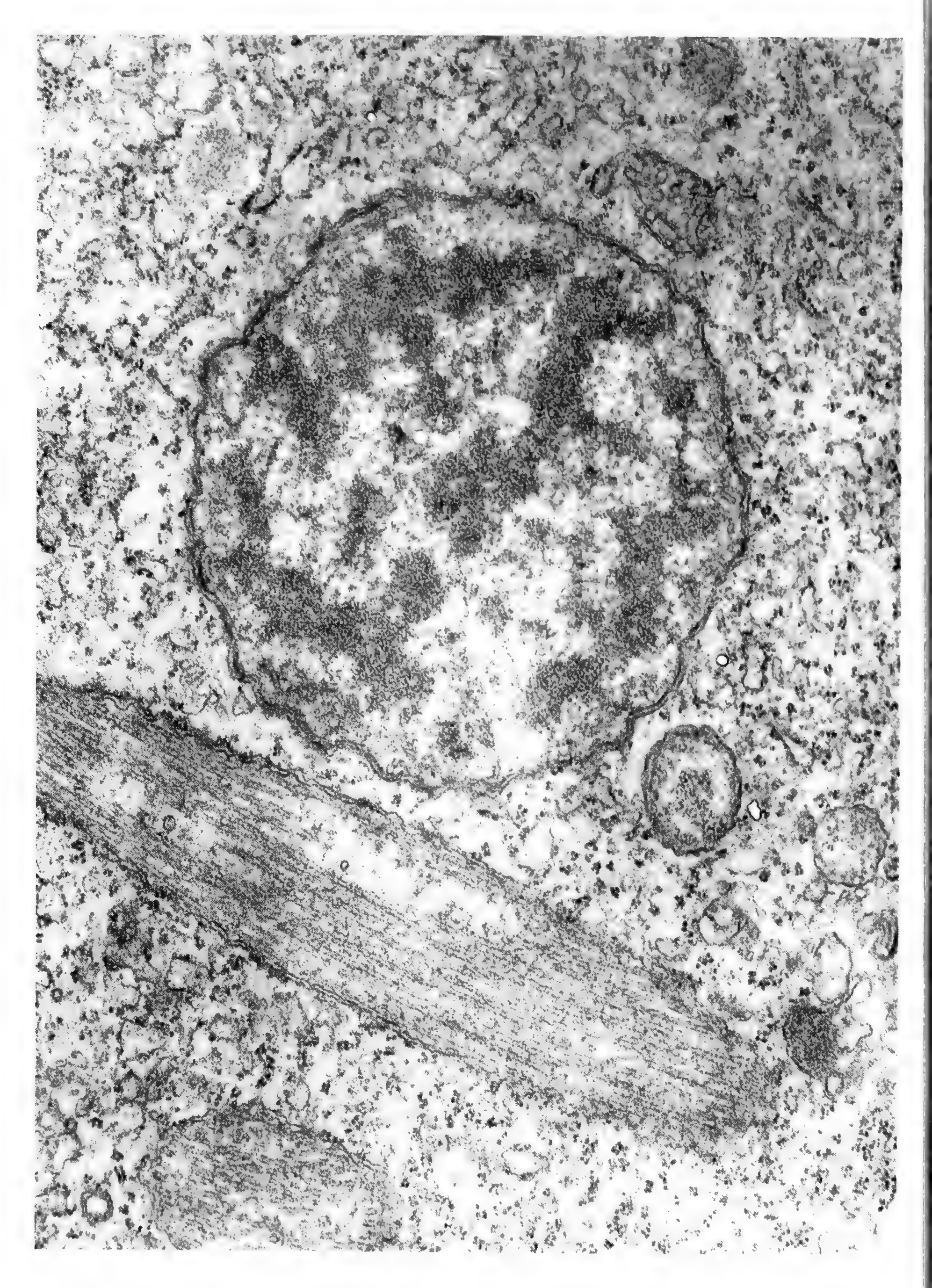
a. Macronucleus avec l'endosome dans l'orthomère: X 9 000.
b. Macronucleus avec la bande d'accroissement dans l'orthomère et l'endosome dans le paramère: X 10 000.



Macronucleus en division; X 6 000.



a. Macronucleus en division: tubules fusoriels interchromatiniens; X 50 000.
b. Micronucleus en division; tubules fusoriels coupés transversalement; X 46 000.



Micronucleus en fin de division et fuseau d'un autre micronucleus; X 44 000.

principalement par la formation d'un endosome Feulgen positif, dont l'origine demeure obscure, et par l'apparition d'une bande d'accroissement qui traverse l'orthomère. Ce dernier enveloppe ensuite le paramère: la chromatine, dans laquelle ne se distingue aucun chromosome morphologiquement différencié, se dispose à la périphérie de la région médiane du noyau où elle constitue une large bande circulaire qui se scinde transversalement lors de la bipartition. Le paramère, devenu central ensuite des mouvements de l'orthomère, s'étire longitudinalement et forme de part et d'autre de la chromatine une calotte qui deviendra le paramère des noyaux fils. Un étranglement médian achève la division.

Nos observations en microscopie photonique, préliminaires à l'étude ultrastructurelle, confirment les travaux anciens et permettent d'apporter un complément. Un certain nombre de spirochones, représentant approximativement le dix pour cent des individus examinés, sont dépourvus de micronucleus dont l'absence ne paraît pas affecter le bourgeonnement. Selon TUFFREAU (1953), l'endosome prendrait naissance dans le paramère. De fait, conformément aux données de GUILCHER (1950), il apparaît dans l'orthomère, puis migre dans l'autre partie du noyau où il se reconnaît avec plus d'évidence.

La chromatine du macronucleus en interphase, dont l'aspect structurel ne diffère pas de celui qu'elle présente chez d'autres Ciliés, est répartie en amas de forme allongée que séparent des espaces étroits, occupés par un matériel fibrillaire peu dense, et des nucléoles de nature granulaire. Elle délimite nettement l'orthomère du paramère par une bande transversale continue (pl. I, a.). Lorsque s'ébauchent les mouvements de l'orthomère, les amas de chromatine deviennent plus nombreux et plus courts, sans que l'on puisse affirmer que le fait soit la conséquence d'un phénomène de fragmentation, bien que la séparation entre les deux parties du noyau devienne moins évidente ensuite de la dislocation de la bande transversale (pl. I, b.). A ce même stade de la phase de bourgeonnement, on remarque la présence de quelques tubules dont le nombre augmente au fur et à mesure que la chromatine se dispose à la périphérie de la région médiane. Ces tubules, qui ont un diamètre d'environ 200 Å et qui sont orientés parallèlement à l'axe de division, sont essentiellement localisés dans les espaces interchromatiniens et ne s'ordonnent pas en faisceaux, différant en cela des formations observées par CARASSO et FAVARD (1965) chez divers Péritriches (pl. III, a.). Cette observation suggère l'idée, déjà exprimée à propos d'autres Infusoires, qu'il s'agit d'éléments identiques à des fibres fusorielles d'un appareil mitotique; toutefois il s'est révélé impossible de constater dans le présent matériel l'existence de tubules venant s'inserrer sur la chromatine, ni de remarquer dans cette dernière des régions différenciées évoquant l'image de centromères.

Les nucléoles sont répartis aussi bien dans le paramère que dans l'orthomère; ils subsistent tout au long de la bipartition et conservent leur aspect granulaire.

La bande d'accroissement est une formation transitoire, Feulgen négative,

qui prend naissance dans l'orthomère qu'elle traverse entièrement, ainsi que l'a montré la microscopie optique. Sur les micrographies électroniques (pl. I, b), elle correspond à une région structurée par des fibrilles lâches où se reconnaissent des amas de chromatine beaucoup plus faiblement contrastés que ceux des parties avoisinantes. Ces amas redeviennent denses après le passage de la bande mais ne présentent pas, même sur des clichés pris à haute résolution, des modifications structurelles évidentes. A défaut de données expérimentales, il serait osé d'affirmer que la bande d'accroissement chez les spirochones est le lieu de phénomènes de synthèse importants, comparables à ce qui a été démontré chez *Euplotes* (Gall, 1959; Prescott, 1962; Prescott et Kimball, 1961; Ringertz et Horking, 1965).

La présence de l'endosome dans l'orthomère se reconnaît aisément. Il est d'un contour bien défini, de forme elliptique en coupe mince, et la substance fondamentale qui le compose est sensiblement moins contrastée que la chromatine dont en partie il dérive probablement. A ce stade précoce de la division il contient encore plusieurs nucléoles. Situé dans le paramère, il prend l'aspect d'une masse fibrillaire, dont les éléments ténus ont un diamètre d'environ 40 Å, qui se creuse de lacunes et finit par disparaître. Une substance de même apparence se remarque dans la boursouflure qui se forme au lieu de l'étranglement lors de la bipartition (pl. II), substance que Tuffreau (1953) estime provenir de l'endosome et qui serait éliminée par la suite. Ce dernier fait n'a pas pu être observé jusqu'à maintenant dans notre matériel.

Le paramère devient plus homogène dès que l'orthomère commence à le recouvrir, ce que la comparaison entre les deux micrographies de la planche I montre avec évidence. De plus il prend assez faiblement le colorant de Feulgen alors qu'il demeure incolore à l'interphase; cette différence de réaction tinctoriale pourrait être due à la diffusion du matériel endosomique lors de la disparition de l'organelle. Il faut encore relever le fait que le paramère reste pratiquement dépourvu de tubules fusoriels.

De sphériques qu'ils étaient à l'interphase, les micronuclei deviennent fusiformes et subissent un étranglement médian. Les noyaux fils se séparent tout en restant unis entre eux par un pont ténu, souvent peu perceptible au microscope photonique, qui peut s'étendre sur une distance de plus de 10 microns. L'examen au microscope électronique montre que la membrane nucléaire est persistante, que de nombreux tubules sont ordonnés régulièrement à la périphérie du noyau, et que le nucléoplasme n'occupe que la partie centrale (pl. III, b.). La connexion qui subsiste temporairement entre les noyaux fils n'est constituée que par la membrane nucléaire et de nombreux tubules. Bien que nous ayons examiné plusieurs micronucléi à différents stades du bourgeonnement, il ne nous a pas été possible de déceler dans leur nucléoplasme la présence d'amas chromatiniens si ce n'est que lorsque la bipartition est achevée (pl. III, b; Pl. IV). Le fait mérite d'être confirmé avant d'émettre une hypothèse de travail valable. Il faut remarquer enfin

que les micronuclei sont dépourvus de nucléoles, ce qui dans l'état actuel de nos connaissances, n'étonne pas. On sait que chez les paramécies par exemple, ce type de noyau n'a qu'un rôle modeste, en dehors des phénomènes de la conjugaison, dans les synthèses essentielles. *Spirochona gemmipara* ne semble pas être à cet égard une exception, certains représentants de l'espèce sont capables de se reproduire par voie asexuée sans micronucleus.

BIBLIOGRAPHIE

Carasso, N. et P. Favard. 1965. *Microtubules fusoriaux dans les micro et macronucleus de Ciliés Péritriches en division.* J. Microscopie, 4: 395—402.

Gall, J. G. 1959. *Macronuclear duplication in the ciliated protozoan Euplotes.* J. Biophys. Bioch. Cytol., 5: 295-308.

Guilcher, Y. 1950. *Contribution à l'étude des Ciliés Gemmipares, Chonotriches et Tentaculifères.* Thèse Fac. Sci., Paris.

Prescott, D. M. 1962. *Nucleic acid and protein metabolism in the macronuclei of two ciliated Protozoa.* J. Histochem. Cytochem., 10: 145-153.

— et R. F. Kimball. 1961. *Relation beetwen RNA, DNA and protein synthesis in the replicating nucleus of Euplotes.* Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 47: 686-693.

Ringertz, N. R. et G. C. Hosking. 1965. *Cytochemistry of macronuclear reorganization.* Exp. Cell Res., 38: 160-179.

Tuffreau, M. 1953. *Les processus cytologiques de la conjugaison chez Spirochona qemmipara Stein.* Bull. Biol. France Belg., 87: 314-322.

N° 17. **Anne Droin.** — Une mutation récessive et semi-létale « tr » (turner) chez *Xenopus laevis* (Daudin)[1]. (Avec 5 figures dans le texte).

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

L'analyse génétique d'un clone de 3 *Xenopus* ♂ adultes a révélé la présence, parmi d'autres, d'une mutation récessive létale, « otl » (otoliths less), affectant le développement des oreilles des têtards homozygotes: les otolithes sont absents, les oreilles turgescentes et les têtards tournent sur eux-mêmes (Droin, 1957).

[1] Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds national suisse de la recherche scientifique (requêtes n° 4411 et 3.60.68).

En poursuivant l'analyse génétique de ce même clone, nous avons trouvé une autre mutation, « turner », récessive mais semi-létale, qui affecte également le développement des oreilles. Contrairement aux têtards « otl », les otolithes sont présents dans les oreilles des têtards « tr » mais diffèrent de ceux des têtards normaux par leur forme et leur position. Les têtards « tr » présentent un comportement anormal, moins caractéristique cependant que celui des têtards « otl ».

Origine de la mutation

Les 3 ♂ constituant le clone sont issus d'une transplantation sériée, c'est-à-dire d'une première transplantation d'un noyau mésodermique provenant des somites d'un embryon en neurula, l'embryon donneur, puis d'une seconde transplantation de 3 des noyaux de la blastula résultant de la première transplantation.

Trois F_1 ont été réalisées avec chacun des 3 ♂ du clone. Les « backcrosses » entre les ♀ hétérozygotes des F_1 et leurs pères ont montré que ces 3 ♂ sont hétérozygotes pour la mutation « tr ». Une des F_1 constituée par « backcross » entre un des ♂ et la mère de l'embryon donneur du noyau transplanté n'a vraisemblablement pas donné de mutants et on peut exclure cette ♀ comme origine de la mutation. Il reste à supposer que c'est le père de l'embryon donneur qui a transmis la mutation, ce que nous ne pouvons pas vérifier car ce ♂ est mort avant le début de l'analyse génétique; ou bien, autre éventualité que nous ne pouvons pas vérifier non plus, la mutation serait apparue dans le noyau mésodermique pendant sa différenciation ou sa transplantation. Il n'est donc pas possible de déterminer l'origine de cette mutation.

Description de l'anomalie

Comportement des têtards « turner »

Dans les croisements entre animaux sauvages, hétérozygotes et homozygotes, tous les têtards se comportent normalement jusqu'au moment de la prise de nourriture (stade 46 selon Nieuwkoop et Faber, 1956). Dès ce stade, quelques têtards présentent un comportement anormal; au lieu de nager droit devant eux, ils tournent sur eux-mêmes de façon inconstante. Au fur et à mesure du développement, le phénomène se généralise et, dès le stade 48, tous les têtards homozygotes tournent sur eux-mêmes, spécialement après changement d'eau ou excitation par un choc sur la paroi du récipient dans lequel ils sont élevés.

Dès les stades 54-55, le nombre des têtards « tournant » diminue mais le mouvement persiste intégralement chez quelques-uns, même à travers la métamorphose; ils peuvent prendre parfois une forme arquée.

Le développement général des têtards tr/tr est normal; pour obtenir une survie maximale, il faut les élever dans une eau peu profonde, ils sont alors de taille plus petite que les têtards +/+. Malgré toutes les précautions prises pour avoir un élevage soigné, la mortalité est forte mais la cause effective de la mort n'est pas élucidée. La figure 1 représente la courbe de survie (en %) de la somme des têtards normaux (534) et « turner » (236) de 8 croisements différents, du stade 48 jusqu'à la métamorphose (stade 58). Le pourcentage de survie des

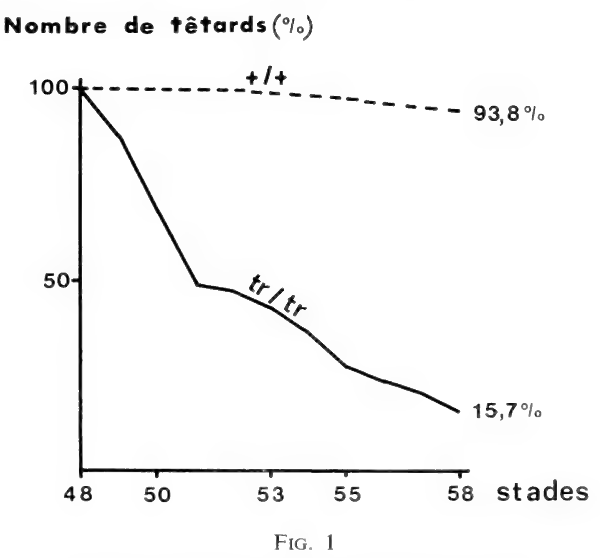


FIG. 1
Courbe de survie des têtards normaux et « turner ».

têtards « tr » diminue encore pendant les stades métamorphiques pour atteindre 9,3% au stade 66. Cette mutation doit donc être considérée comme semi-létale selon HADORN (1955).

Les grenouilles homozygotes qui survivent au-delà de la métamorphose croissent normalement, chez quelques-unes le mouvement de rotation continue à se manifester, il est alors surtout latéral et peut provoquer quelques malformations secondaires du dos. Ces animaux sont fertiles et ont pu être croisés avec succès.

Observations macroscopiques

L'observation, à la loupe stéréoscopique, des oreilles des têtards dès le stade 47 permet de distinguer précisément les mutants des sauvages et de déterminer ainsi le nombre de têtards homozygotes.

Chez les mutants, la forme et la position des otolithes du saccule sont différentes de celles des normaux tandis que les otolithes de l'utricule sont semblables.

L'otolithe sacculaire normal a une forme allongée, ressemblant à celle d'un haricot et est situé contre la paroi interne de la vésicule otique tandis que l'otolithe sacculaire anormal est arrondi et occupe la partie centrale du saccule (fig. 2).

L'anomalie se manifeste à partir du stade 46, jusque là les otolithes des futurs tournants sont semblables à ceux des normaux. Dès ce stade, l'otolithe du têtard homozygote commence à se déformer; on observe une sorte de détérioration de sa partie appliquée contre la paroi du saccule, ce qui provoque peu

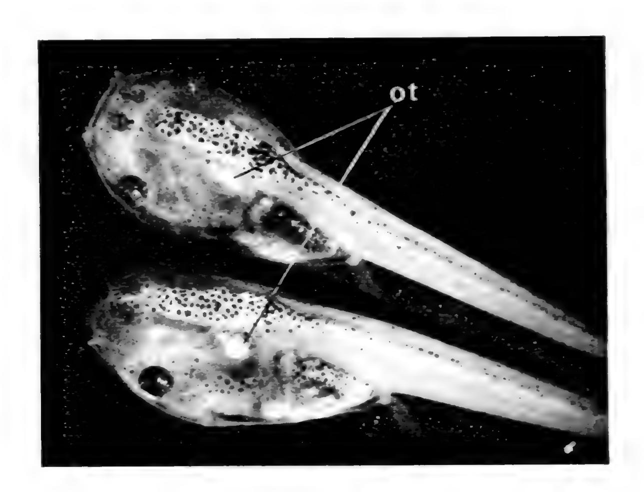


Fig. 2

Têtard normal (en haut) avec l'otolithe sacculaire allongé;
têtard « tr » (en bas) avec l'otolithe sacculaire arrondi (stade 48).
ot: otolithe. ($\times$ 3,75).

à peu son détachement de cette paroi et le fait, finalement, basculer au centre du saccule.

La différence entre —/+ et tr/tr persiste jusqu'au stade 53, moment où les otolithes s'allongent et prennent, aussi bien chez les mutants que chez les normaux, une position oblique, à travers le saccule, qui se maintient dans les stades ultérieurs (fig. 3) et jusqu'après la métamorphose. Cette régulation empêche, dès le stade 55, toute distinction, au microscope, entre les normaux et les « turner » (fig. 4 a et b). Il semble que les otolithes des « tr » soient un peu plus volumineux que ceux des têtards normaux mais on ne peut rien affirmer car aucune mesure systématique n'a été faite pour déterminer la taille ou le volume de ces otolithes.

Dans une minorité de cas, on observe quelques variations dans les otolithes anormaux, ils peuvent être plus ou moins ronds ou ovales, plus ou moins centraux ou situés contre la paroi externe du saccule, ils peuvent aussi parfois se déplacer du saccule dans l'utricule formant ainsi un gros otolithe utriculaire surnuméraire

ne laissant que quelques traces dans le saccule. Ces variations se produisent très tôt dans la formation de l'anomalie, elles sont symétriques ou asymétriques pour

Développement des otolithes

(oreille droite)

Stades	+ / +	tr / tr
46	ot. utr. ot. sac.	
48		
50		
53		
55		
58		

FIG. 3.

Tableau schématique du développement des otolithes des têtards normaux et « tr ». *ot. utr.* : otolithe de l'utricule; *ot. sac.* : otolithe du saccule. (×3).

les 2 oreilles mais, dès les stades 48 et 49, elles disparaissent et les otolithes prennent leur forme et leur position typiquement anormales et symétriques.

Toutes les observations doivent être faites sur des têtards vivants car, une fois morts, leurs otolithes sont totalement déformés, donnant de grandes traînées blanches et il devient impossible de distinguer les « tr » des normaux.

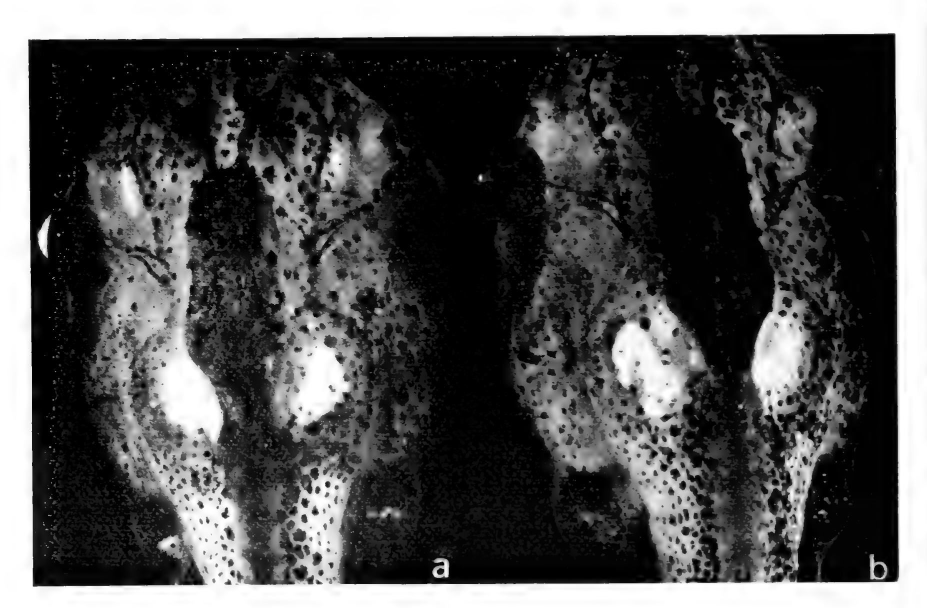


Fig. 4.
Têtard normal (a) et « tr » (b) au stade 54/55. (× 5,3).
(Têtards éclaircis au méthyle benzoate après fixation au formol à 5 %
et déshydratation à l'alcool éthylique).

Observations histologiques

Pour essayer de déceler la cause de cette anomalie, nous avons fait des coupes sériées (7 μ) de têtards normaux et « tr » à différents stades, dès le début de la formation de l'oreille jusqu'à la métamorphose; la technique de coloration de Wislocki et Ladman (1955) permettant la meilleure mise en évidence de la membrane otolithique a été modifiée selon Gabe (1968): l'intensité de la réaction à l'aldéhyde fuchsine est réduite et donne plus de contraste lors de l'observation.

Rappelons que la membrane otolithique est formée d'une couche de substance gélatineuse reposant sur les cellules ciliées de l'épithélium sensoriel (la macula); à la partie externe de la couche gélatineuse se trouve une matrice protéinique renfermant les cristaux de carbonate de Ca constituant l'otolithe.

Ce matériel otolithique est délicat, il est difficile d'éviter, lors des manipulations histologiques, la rupture de la matrice ou la dispersion de la couche gélatineuse et des cristaux, c'est pourquoi les préparations microscopiques ne sont pas toujours le reflet fidèle de la structure otolithique avant la fixation.

Néanmoins il est possible d'observer une différence entre les otolithes normaux et anormaux.

A part les otolithes, la morphologie générale de l'oreille des « tr » est tout à fait normale, comparée à celle des têtards +/+ : l'utricule, le saccule, les canaux semi-circulaires, le canal et le système endolymphatiques ne sont pas affectés par la mutation ni les autres tissus et organes de ces têtards.

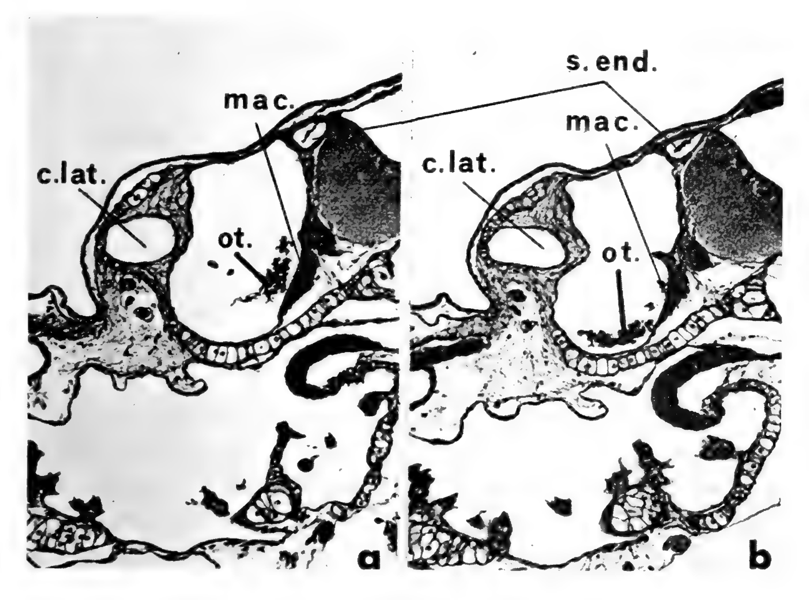


FIG. 5.

Coupes transversales des oreilles internes d'un têtard normal (a) et « tr » (b) au stade 46/47. *mac.* : macula; *ot.* : otolithe; *c. lat.* : canal latéral; *s. end.* : sac endolymphatique.

Dans les oreilles normales, au stade 46/47, les cristaux constituant les otolithes sont situés en face de la macula du saccule, à l'extrémité des prolongements ciliés tandis que, dans les oreilles « tr », l'amas de cristaux se trouve à la partie inférieure de la macula, comme tombé au fond du saccule (fig. 5 a et b). Cette situation persiste dans les stades suivants, la matrice devient plus nette et délimitée, les otolithes s'allongent dès le stade 53 et, au stade 55, la place qu'ils occupent est semblable dans les oreilles normales et « turner ».

Une étude détaillée des otolithes faite dans les jeunes stades n'a pas permis de découvrir l'origine de cette déformation. Dès le stade 46, on remarque, chez les « tr », une sorte de glissement des otolithes vers le fond du saccule sans qu'aucun changement microscopique ne soit décelable dans les otolithes eux-mêmes ou dans la macula; la disposition des cellules sensorielles ou de leurs prolongements ciliés reste semblable à celle de la macula d'un têtard normal.

Ce changement de position des otolithes est en relation avec le comportement anormal des têtards. Dans le cas du têtard +/+, l'otolithe s'appuie contre la macula, fait pression sur les cils sensoriels, les transmissions nerveuses s'effectuent, l'équilibre est assuré et le têtard nage normalement. Dans le cas du têtard « tr », l'otolithe déplacé n'est plus en contact avec la macula et ses cils sensoriels, aucune sensation n'est transmise, l'équilibre est perturbé et le têtard tourne. Dans les stades ultérieurs, les otolithes s'accroissent, occupent plus de place dans le saccule et retrouvent, plus ou moins fréquemment et totalement, le contact avec la macula, ce qui pourrait expliquer la cessation du mouvement tournant d'une partie des têtards et sa persistance chez les autres.

Pour arriver à trouver une anomalie morphologique éventuelle de l'épithélium sensoriel ou des divers composants de la membrane otolithique, il faudrait en faire une étude au microscope électronique, à moins qu'il ne s'agisse d'une anomalie physiologique, liée au métabolisme du calcium et à sa déposition dans la matrice otolithique comme on vient de le trouver, sous une forme non héréditaire, dans une sous-espèce de *Xenopus laevis*, *Xenopus laevis victorianus* (Steiner, 1971).

Mode de transmission de la mutation

Les résultats des croisements effectués par « backcross », au sein des F_1, F_2 et F_3 ou entre elles, avec des animaux +/+, +/tr et tr/tr sont résumés dans le tableau 1. Les ségrégations observées s'accordent bien avec les fréquences mendéliennes d'un facteur récessif. La mutation « tr » se reconnaît facilement, son expression est très constante.

Tableau 1

Mode de transmission de la mutation « turner »

Génotypes croisés	Taux théorique de « tr » (%)	Nombre de croisements	Nombre de têtards normaux	Nombre de têtards « tr »	Taux réel de « tr » (%)
+/+ × +/tr	—	14	1443	—	—
+/tr × +/tr	25	20	1795	616	25,5
+/tr × tr/tr	50	2	142	125	46,8
tr/tr × tr/tr	100	2	—	550	100

Plusieurs de ces croisements ont également présenté la mutation « otl » mais il n'y a pas de « linkage » entre les 2 mutations, elles se manifestent comme des facteurs situés sur deux chromosomes différents.

Résumé

Au cours de l'analyse génétique de *Xenopus laevis* adultes résultant de la transplantation de noyaux mésodermiques, il a été trouvé une mutation affectant le développement de l'oreille interne. Dans les jeunes stades, l'otolithe du saccule est arrondi et central au lieu d'être allongé et situé contre la paroi interne de la vésicule otique comme dans le cas normal. Dans les stades plus avancés (prémétamorphiques) la forme et la position de l'otolithe se normalisent. Les têtards atteints par cette mutation présentent un comportement anormal, ils nagent en tournant sur eux-mêmes. La survie jusqu'au stade adulte est inférieure à 10%.

Les croisements entre animaux sauvages, hétérozygotes et homozygotes ont présenté les ségrégations typiques d'un facteur mendélien récessif. L'origine de cette mutation n'a pas pu être déterminée.

Zusammenfassung

Im Laufe der genetischen Analyse von adulten Exemplaren von *Xenopus laevis*, die aus der Transplantation von mesodermalen Kernen hervorgingen, wurde eine Mutation gefunden, die die Entwicklung des Innenohrs beeinträchtigt. Bei frühen Ernährungsstadien von Kaulquappen dieser Mutante sind die Otolithen des Sacculus rund und in der Mitte des Ohres gelegen statt wie bei normalen Kaulquappen von länglicher Form und gegen die Innenwand des Sacculus zu gelegen. Während der Stadien vor der Metamorphose pflegt die Form und Lage der Otolithen wieder normal zu werden. Homozygote Kaulquappen der Mutante zeigen ein abnormales Verhalten, sie schwimmen mit einer Drehbewegung. Weniger als 10 Prozent der Mutante erreichen das adulte Stadium.

Kreuzungen zwischen Wildtieren, heterozygoten und homozygoten Tieren zeigen die typische Aufspaltung eines rezessiven Mendelfaktors. Der Ursprung der Mutation konnte nicht entdeckt werden.

Summary

During the genetical analysis of adult *Xenopus laevis* resulting from the transplantation of mesodermal nuclei, a mutation has been found which affects the development of the inner ear. At early feeding stages of mutant tadpoles, the otoliths of the sacculus are round and situated in the center of the ear instead of being elongated and located against the internal wall of the otic vesicle as in the case of normal tadpoles. During premetamorphic stages the morphology and

position of the otoliths tend to become normal. Tadpoles homozygous for the mutation behave abnormally, swimming with a turning movement. Less than 10% of the mutants survive until the adult stage.

Crosses between wild-type, heterozygous and homozygous animals show the segregations typical of a recessive mendelian factor. The origin of the mutation could not be determined.

BIBLIOGRAPHIE

DROIN, A,. 1967. *Une mutation létale récessive « otl » (otoliths less) chez Xenopus laevis Daudin.* Rev. Suisse Zool. 74: 628-636.

GABE, M. 1968. *Techniques histologiques.* Masson et C[ie], Paris.

HADORN, E. 1955. *Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.* Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

NIEUWKOOP, P. D. et J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin).* North Holland Publishing Company, Amsterdam.

STEINER, C. 1971. *Anomalies des otolithes survenant au cours du développement de Xenopus laevis victorianus.* Travail de diplôme. Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

WISLOCKI, G. B. et A. J. LADMAN. 1955. *Selective and histochemical staining of the otolithic membranes, cupulae and tectorial membrane of the inner ear.* J. Anat. 89: 3-12.

N° 18. **Bernard Dufour.** — Données quantitatives sur la construction du terrier chez *Apodemus sylvaticus* L. (Mulot sylvestre). Mammalia, Muridae. [1] (Avec 1 figure dans le texte)

Institut de Physiologie de l'Université de Lausanne.

Le terrier assure à l'animal une protection contre les prédateurs, ce qui permet l'élevage des jeunes; et de plus le microclimat qui y règne assure la protection de l'animal contre les variations de température et d'humidité.

Etant donné son importance, la construction du terrier doit impliquer des comportements naturels caractéristiques. Ceux-ci se manifestent de façon évidente chez le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.) rongeur nocturne, non hibernant.

[1] Travail bénéficiant de l'appui du Fonds national suisse pour la Recherche scientifique. (Crédit N° 3.240.69).

Pour une étude systématique et quantitative de ces comportements, l'éthologie dans le biotope de l'animal est inutilisable. En revanche, une étude en terrarium est possible et présente l'avantage d'un certain contrôle de la température, de l'humidité ou de l'éclairement.

Préalablement à tout essai, le caractère obligé d'une telle construction a été contrôlé en plaçant un Mulot dans un terrarium durant trente nuits consécutives. A chaque fois, un terrier complet a été construit pour remplacer celui de la nuit précédente dont toute trace avait été effacée.

En une nuit, un Mulot creuse un terrier qui comprend schématiquement un nid sphérique tapissé de feuilles mortes, relié à la surface par une galerie d'entrée à pente faible et une galerie de fuite, plus courte et à forte pente. La terre, entièrement excavée en deux heures par l'orifice d'entrée, représente 50 à 150 fois le poids moyen d'un Mulot, soit 1 à 3 kg pour un animal de 20 g. La longueur du terrier varie entre 50 et 250 cm.

Pour ces essais systématiques, un terrarium rectangulaire de 310 $\times$ 270 cm a été cloisonné en 4 surfaces identiques d'environ 2 m^2 chacune. Une couche de 30 cm de terre de forêt en tapisse le fond. Par dessus, on dispose chaque soir le long d'une paroi des feuilles mortes sur une largeur de 30 cm. Ces feuilles mortes seront utilisées par l'animal pour tapisser son nid et pour camoufler l'orifice d'entrée ainsi que le godet où se trouve la nourriture (graines de tournesol). La quantité de feuilles transportée est un bon témoin de l'activité du Mulot.

Chaque semaine durant 18 mois, nous avons examiné alternativement les mêmes groupes de 4 femelles ou 4 mâles. Tous ces individus sont des adultes sauvages piégés au nord de Lausanne au cours de l'été 1969 et gardés depuis en captivité.

Les animaux sont retirés du terrarium en les capturant au moyen d'un piège-cage dans la nuit qui suit celle du fouissement.

Après un relevé détaillé des modifications du biotope, le terrier est moulé en coulant de la paraffine fondue (P.F. 50-52° C) par l'orifice d'entrée. Le moulage dégagé est nettoyé: différents paramètres, tels que la longueur et la pente des boyaux, le volume du nid, sont alors mesurés.

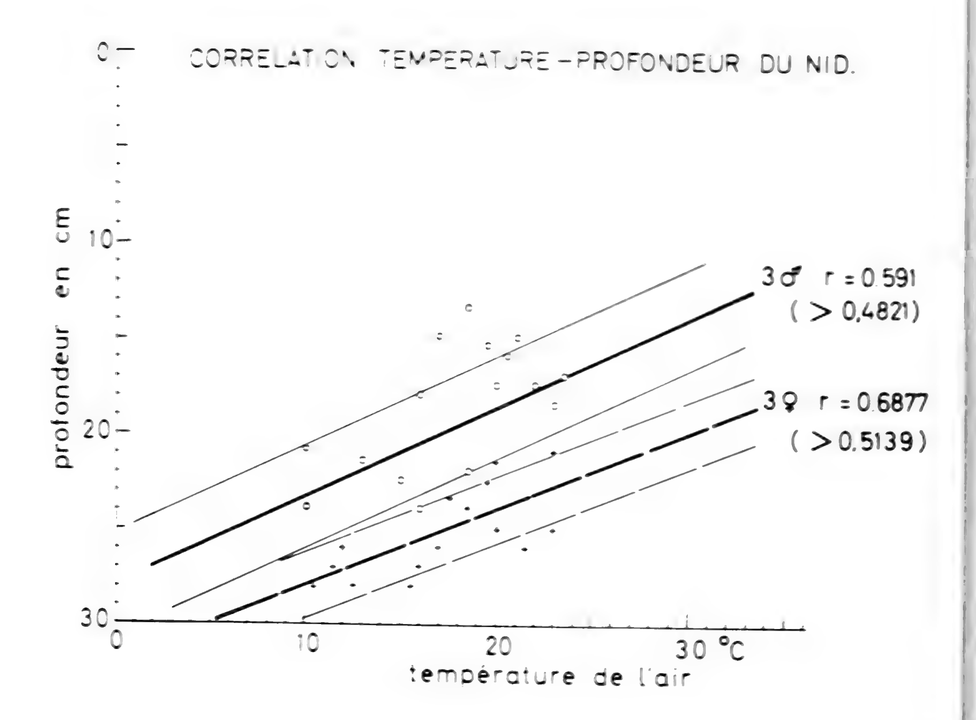
Le terrier n'est pas modifié dans les jours qui suivent le fouissement. En revanche, 4 animaux laissés durant un mois ont fourni des constructions plus élaborées dont la longueur n'excède toutefois pas le triple de la construction d'une nuit. C'est surtout la complexité du réseau de galeries et le nombre des magasins qui augmentent.

Notre étude a permis jusqu'ici d'obtenir les résultats suivants:

1. Il y a des différences dans la construction qui paraissent liées au sexe: les femelles établissent des terriers plus longs, plus profonds et plus compliqués que ceux des mâles.

2. En l'absence de lumière, les mâles renoncent totalement ou partiellement au fouissement et construisent un nid de surface: ils creusent une petite cupule qui sera recouverte de toutes les feuilles à disposition. Neuf mâles sur dix ont révélé ce comportement de façon stable. Or dans les mêmes conditions, une seule femelle a construit des nids de surface, deux autres de façon irrégulière, enfin quatre ont creusé un terrier complet comme à leur habitude en dépit de l'absence de lumière. A noter que chez la souris grise (Mus musculus) l'obscurité joue un rôle déterminant dans la recherche d'un refuge (SCHLEIDT, 1951).

3. La profondeur du nid a été étudiée en fonction de la température ambiante. Lorsqu'elle s'abaisse, le nid est établi plus profondément. La corrélation est valable pour les deux sexes.



Chez le Rat de laboratoire *Rattus norvegicus* gardé en cage, KINDER (1927) a montré qu'il y a une corrélation étroite entre le poids de matériel de nidification et la température ambiante. Chez *Apodemus sylvaticus* L., il existe une tendance analogue, mais l'effet du froid est plus important sur la profondeur du nid que sur le rembourrage de celui-ci.

Des animaux castrés permettront d'établir si les différences observées sont liées à l'imprégnation endocrinienne.

BIBLIOGRAPHIE

EIBL EIBESFELDT, I. 1958. *Das Verhalten Nagetiere*. Handb. Zool. Berlin, 8 (12): 1—88.

KINDER, E. F. 1927. *Astudy of the nest-building activity of the Albino Rat*. J. exp. Zool. 47: 117-161.

KOLLER, G. 1952. *Der Nestbau der Weissen Maus und seine hormonale Auslösung*. Verh. Zool. Ges. Freiburg: 160—167.

RICHTER, C. P. 1937. *Hypophyseal control of behavior*. Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol. 5: 258-268.

SCHLEIDT, W. M. 1951. *Nest und Zuflucht bei Mäusen*. Z. Tierpsych. 8: 137—140.

No 19. **T. Freyvogel** und **H. Briegel** (Basel). — Veränderungen der unspezifischen Esterasen während der Entwicklung von Stechmücken (vorläufige Mitteilung). [1]

In einer früheren Arbeit (FREYVOGEL et al. 1968) konnte gezeigt werden, dass die Zymogramme unspezifischer Esterasen bei adulten Stechmücken für die Art und die Unterart charakteristisch sind. Es interessierte uns zu erfahren, ob die Esterasen-Zymogramme während der Mückenentwicklung qualitativen und/oder quantitativen Veränderungen unterworfen sind, und ob die Art- und Unterart-Spezifität auch für die Entwicklungsstadien Geltung hat.

Untersucht wurden sämtliche Entwicklungsstadien von *Culex pipiens pipiens* (Stamm Paris), von *C. p. fatigans* (Stamm Bakersfield CA.) und von *Aedes aegypti* (Stamm aus dem Schweizerischen Tropeninstitut, ursprünglich aus dem Kongo-Kinshasa). Es wurde die Methode der Polyacrylamidgel-Disk-Elektrophorese angewandt. Das Ei-, Larven-, Puppen- oder Imago-Material wurde eisgekühlt homogenisiert, mit Sephadex G 25 entsalzt und in einer Quantität von 20 bis 30 mg Frischgewicht pro Gel aufgetragen. Die elektrophoretische Auftrennung geschah nach der früher angewandten Methode (FREYVOGEL et al. 1968). Die Darstellung der Enzyme erfolgte mit α-Naphthyl-azetat (MAURER, 1968). Die densitometrische Auswertung wurde bei 546 nm vorgenommen. Die Charakterisierung der Einzelbänder erfolgte qualitativ nach ihrer Wanderung bezogen

[1] Diese Arbeit wird z. T. vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziert.

auf Bromphenolblau. Ihre relativen Mengen wurden als Prozent der Gesamtextinktion von Esterasen dargestellt.

Bei allen drei untersuchten Arten, bzw. Unterarten, sind die Zymogramme von einem Entwicklungsstadium zum nächsten unterschiedlich. Sie sind aber für jedes Stadium Art-, bzw. Unterart-spezifisch. Beim Ei beider *Culex*-Unterarten ist das Zymogramm verhältnismässig einfach und weist lediglich drei bis vier deutliche Isozyme auf. Das Bändermuster des Eis von *Aedes aegypti* hingegen gleicht stark dem Zymogramm der Larve I. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass wir Eier in der Diapause benützten, in welchen die Embryonalentwicklung bereits abgeschlossen ist.

Die Larven-Zymogramme weisen einige Bänder mehr auf als die Eier. Bei beiden *Culex*-Unterarten nimmt die Bänder-Zahl gegen das Larven-Stadium IV hin zu. Bei *Aedes aegypti* bleibt die Zahl etwa konstant. Die Wanderungsgeschwindigkeit der meisten Bänder verändert sich von Stadium zu Stadium. Einzig bei *Culex pipiens pipiens* besteht eine deutliche Aehnlichkeit der Zymogramme der Larven III und IV. Ohne eine genauere Untersuchung der Eigenschaften der einzelnen Isozyme gegenüber Inhibitoren und andern Substraten lassen sich wohl keine weitern Schlüsse über die Isozym-Aenderungen im Zusammenhang mit dem Wachstum und der Entwicklung ziehen.

Bei allen drei untersuchten Mücken erscheint das Puppenzymogramm einfacher als beim vorangehenden Larvenstadium. Die Zahl der Bänder ist um rund die Hälfte verringert; es handelt sich im wesentlichen um vier bis fünf quantitativ stark vertretene Isozyme. Es fällt auf, dass die Puppen-Zymogramme denjenigen der eintägigen Imagines, welche hier untersucht wurden, sehr ähnlich sind. Dies trifft insbesondere auf die beiden *Culex*-Unterarten zu.

LITERATUR

Freyvogel, T. A., R. L. Hunter and E. M. Smith 1968. *Nonspecific esterases in mosquitos.* J. Histochem. Cytochem., 16: 765—790.

Maurer, H. R. 1968. *Disk-Elektrophorese.* — Berlin, Walter de Gruyter.

N° 20. **H. Hecker** und **T. A. Freyvogel.** — Zur Ultrastruktur der Mitteldarmepithelzellen bei männlichen und weiblichen Stechmücken *(Aedes aegypti* L.)[1]

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.

Die Weibchen der Stechmücke, *Aedes aegypti* L., sind in tropischen und subtropischen Gebieten wichtige Krankheitsüberträger (Gelbfieberviren, Tierplasmodien). Dies hängt damit zusammen, dass sie sich als temporäre Ektoparasiten von Wirbeltierblut ernähren. Das Blut wird im hinteren Abschnitt des Mitteldarmes verarbeitet. Die Männchen von *A. aegypti* saugen kein Blut; sie ernähren sich von zuckerhaltigen Pflanzensäften. Es zeigt sich, dass die Unterschiede in der Ernährungsweise von Weibchen und Männchen auch in der Ultrastruktur des Mitteldarmepithels ihren Ausdruck finden.

Nach dem Schlüpfen, als Imago, braucht das Weibchen noch 2—4 Tage zur Ausbildung des funktionstüchtigen Mitteldarmes (HECKER, FREYVOGEL, BRIEGEL und STEIGER, 1971). Erst nach Verstreichen dieser Zeitspanne kann es Blut aufnehmen und verarbeiten, und können Krankheitserreger übertragen werden. Das Epithel des Männchens hingegen ist nach dem Schlüpfakt schon weitgehend ausdifferenziert.

Die Aufnahme von Blut bewirkt eine enorme Dehnung des weiblichen Mitteldarmepithels (STÄUBLI, FREYVOGEL und SUTER, 1966). Im Vergleich zum Männchen finden wir beim Weibchen zusätzliche Strukturen, nähmlich Maculae adhaerentes benachbarter Zellmembranen und eine deutliche Querstrukturierung der Basallamina (BERTRAM und BIRD, 1961). Möglicherweise helfen diese Strukturen eine Überdehnung oder gar ein Reissen des Epithels zu verhindern.

Die spezielle Form des rauhen Endoplasmatischen Retikulums in den Darmzellen der Weibchen, die „whorls" oder „fingerprints" wurde von BERTRAM und BIRD (1961), ROTH und PORTER (1964), sowie von STÄUBLI et al. (1966) in Beziehung zur Verarbeitung des aufgenommenen Blutes gebracht. Unser Befund, dass solche „whorls" den männlichen Zellen fehlen, unterstützt diese Auffassung.

---

[1] Eine umfassende Arbeit zu diesem Thema wird gegenwärtig zum Druck vorbereitet. Diese Arbeit wird teilweise vom Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt.

LITERATUR

BERTRAM, D. S. and R. G. BIRD. 1961. *Studies on mosquito-borne viruses in their vectors. 1. The normal fine structure of the midgut epithelium of the adult female Aedes aegypti (L.) and the functional significance of its modification following a blood meal.* Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg. 55: 404-423.

HECKER, H., T. FREYVOGEL, H. BRIEGEL and R. STEIGER. 1971. *Ultrastructural differentiation of the midgut epithelium in female Aedes aegypti (L.) (Insecta, Diptera) imagines.* Acta Tropica 28: 80-104.

ROTH, T. F. and K. R. PORTER. 1964. *Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito Aedes aegypti.* J. Cell. Biol. 20: 313-332.

STÄUBLI, W., T. FREYVOGEL and J. SUTER. 1966. *Structural modification of the endoplasmic reticulum of midgut epithelial cells of mosquitoes in relation to blood intake.* J. Microsc. 5: 189—204.

N° 21. **G. Handschin.** — Untersuchung von Nematoden mit dem Raster-Elektronenmikroskop. (Mit 4 Tafeln)

CIBA-GEIGY AG., Basel, Dept. Forschung Agrarchemie.

1. EINLEITUNG

Die vorliegenden Aufnahmen sind Beispiele von ersten Ergebnissen unserer Versuche, eine geeignete Präparationstechnik für die Darstellung von Nematoden mit dem Raster-Elektronenmikroskop (REM) zu finden. Bekanntlich bieten Organismen mit harten Oberflächen, wie z.B. Insekten, kaum präparative Schwierigkeiten. So ist es auch sehr einfach, Cysten der Nematodengattung *Heterodera* im REM zu fotografieren. Erste derartige Aufnahmen von Cysten stammen von WILSON (1969). Freilebende oder pflanzenpathogene, nicht encystierte Nematoden bedürfen hingegen eines erheblichen präparativen Aufwandes. GREEN hat sich erstmals mit diesem Problem befasst. Er hat 1967 eine erste Serie von Nematodenbildern publiziert. Ohne Angabe der Technik hat DE GRISSE (1969) Bilder von Criconematiden veröffentlicht. Die Bedeutung des Sichtbarmachens von Oberflächenstrukturen mit Vergrösserungen, die ein Vielfaches über denjenigen

des Lichtmikroskops liegen, lässt sich im Rahmen der Nematologie noch nicht endgültig festlegen. Neben ihrem didaktischen Wert werden aber solche Bilder in Zukunft sicher einen wesentlichen Einfluss auf die taxonomische und systematische Beurteilung der Nematoden haben.

2. Material und Methode

Die untersuchten *Heterodera*-Cysten stammen teilweise von schweizerischen Fundorten und wurden mit der Fenwickkanne ausgewaschen; zum Teil wurden sie uns von B. Weischer, Münster, zur Verfügung gestellt. Die trockenen Cysten wurden ohne weitere Präparation mit Glyceel montiert, mit Gold bedampft und im REM fotografiert.

Die übrigen Nematoden wurden aus Bodenproben der Region Basel mit dem Oostenbrink-Elutriator extrahiert und mit Hilfe der Methode von Seinhorst (1962) fixiert und in Glycerin überführt. Da die Dichte von Glycerin sowohl für die nachfolgende Bearbeitung der Nematoden wie auch für die Bedampfung im Vakuum mit Gold zu gering ist, wurde in einem weiteren Präparationsschritt das Glycerin durch Polyaethylenglykol (mittl. Mol. Gew. 400) ersetzt. Wir folgten dabei einer Anregung von Green, der die Verwendung von Polyaethylenglykol zur Präparation von Nematoden für REM-Aufnahmen vorgeschlagen hat. Im Unterschied zu Green führten wir aber die Tiere nicht direkt in das Polyaethylen über, sondern zuerst in Glycerin, und ersetzten dieses anschliessend durch das Polyaethylenglykol. Hiezu wurden die Nematoden aus dem Glycerin in eine kleine Menge einer Mischung von 7% Polyaethylenglykol und 93% Alkohol gebracht. Bei einer Temperatur von ca 40° C liess man den Alkohol verdunsten und ersetzte ihn während 24 Stunden sukzessive durch reines Polyaethylenglykol. Allfällige letzte Wasserreste wurden im Exsikkator mit Calciumchlorid während 24 Stunden entfernt. Bei richtiger Durchführung dieser Methode sind die Nematoden prall und steif und können nach dem Abtrocknen auf Filterpapier mit Hilfe von Glyceel auf die Objektträger montiert werden. Anschliessend erfolgt die Bedampfung mit Gold. Die fotografische Aufnahme im REM muss rasch erfolgen, da das Vakuum und die hohen Temperaturen zu Blähungen und Rissbildungen in den Präparaten führen können. Für die Aufnahmen wurde ein REM des Typs „Cambridge Stereoscan“ verwendet.[1]

---

[1] Fräulein Ch. Brücher danke ich für die ausgezeichnete Bedienung des Raster-Elektronenmikroskops, Herrn E. Arissen für seine sorgfältige Arbeit bei der Präparation der Nematoden.

3. Zu den Aufnahmen

a) *Kopfstrukturen*

Hautmuskelschlauch und Darmrohr der Nematoden zeigen weitgehend bilaterale Symmetrie. Nur der Vorderdarm ist triradiär gebaut. Im Kopfgebiet führt die Überlagerung der beiden Symmetrietypen zu hexagonalen Gruppierungen von Lippen und Sinnesorganen. Diese Symmetrieverhältnisse wurden in jüngerer Zeit vor allem von De Coninck (1950) diskutiert. Sie werden in den vorliegenden REM-Aufnahmen sehr schön sichtbar.

In der eher ursprünglichen Gattung *Dorylaimus* (Taf. I, oben) sieht man die sechs grossen Lippen mit je einer Papille ringförmig um die Mundöffnung angeordnet. Bilateral symmetrisch hingegen sind die taschenförmigen grossen Amphiden — vermutlich Chemorezeptoren — die bei *Dorylaimus* besonders markant ausgebildet sind.

Hoch spezialisiert sind zwei Vertreter der pflanzenpathogenen Nematoden. Bei *Criconemoides* sp. (Taf. I, unten) wird die extrem starke Ringelung der Cuticula gut sichtbar, ferner die sekundäre Umformung des ursprünglich sechslippigen Nematodenkopfes. Die obere Öffnung innerhalb der Labialstrukturen ist die Mundöffnung, die untere möglicherweise eine Amphidenöffnung, eventuell sogar die gemeinsame Öffnung beider Amphiden.

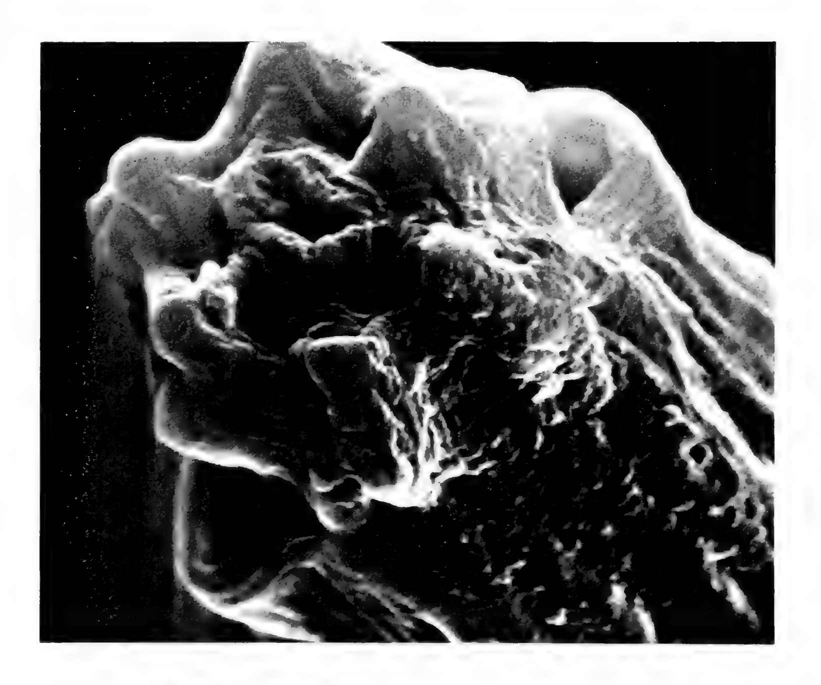
Rotylenchus robustus (Taf. II, oben) zeigt die deutliche Abgrenzung der Kopfringe vom Körper, ferner die Bildung eines circumoralen Ringes und schliesslich die Gliederung der einzelnen Kopfringe. Die Form der Mundöffnung entspricht der Querschnittform des Mundstachels.

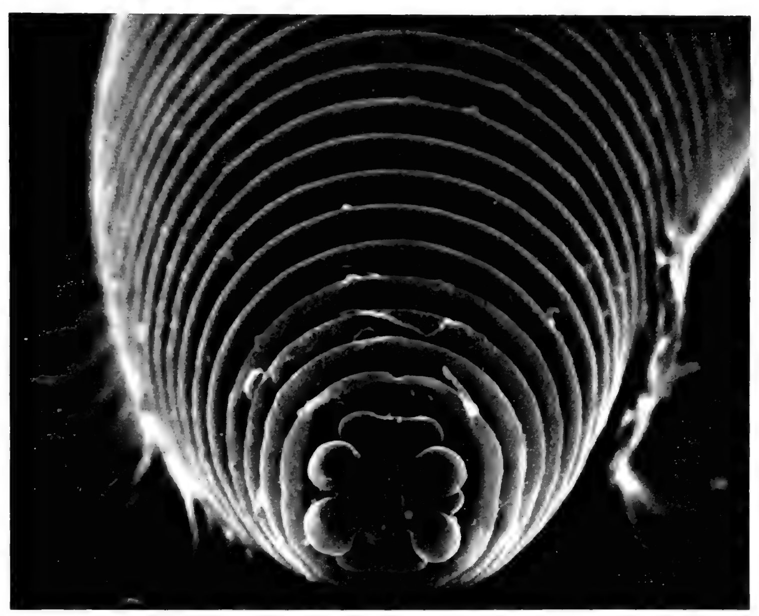
b) *Seitenlinien*

Das Bild vom Schwanzende von *Rotylenchus r.* (Taf. II, unten) zeigt deutlich, dass es sich bei den taxonomisch wichtigen Seitenlinien eigentlich um Seitenwülste handelt, die durch die „Seitenlinien" begrenzt werden.

c) *Geschlechtsorgane*

Die Vulva von *Rotylenchus r.* (Taf. III, oben) weist die interessante Struktur einer Vulvaklappe oder Vulvatrennwand auf, die unseres Wissens in dieser Ausbildung noch nie beschrieben wurde. Die Klappe steht senkrecht zur Fläche der Vulvaöffnung und erscheint in ihrer Längsachse drehbar. Es handelt sich deshalb eher um eine bewegliche Vulva-Verschlussklappe als um eine Vulvatrennwand. Schutz vor Infektionen wäre eine naheliegende biologische Deutung. Das Schwanzende eines männlichen *Helicotylenchus* sp. (Taf. III, unten) zeigt sehr deutlich die Fortsetzung der cuticularen Ringelung in die Bursa, ferner die paarigen Spiculae.

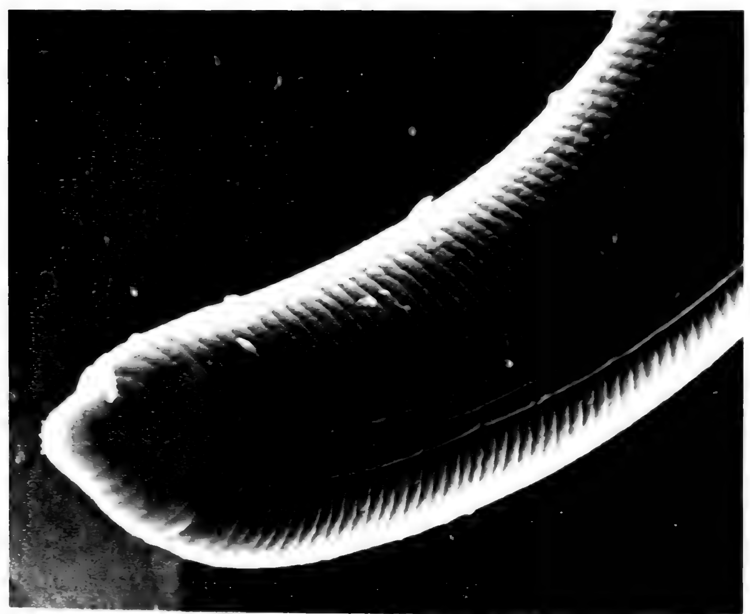




oben: *Dorylaimus* sp., Kopfende (7400 ×)

unten: *Criconemoides* sp., Kopfende (2400 ×)





[illegible]: *Rotylenchus robustus*, Kopfende (6000 ×)

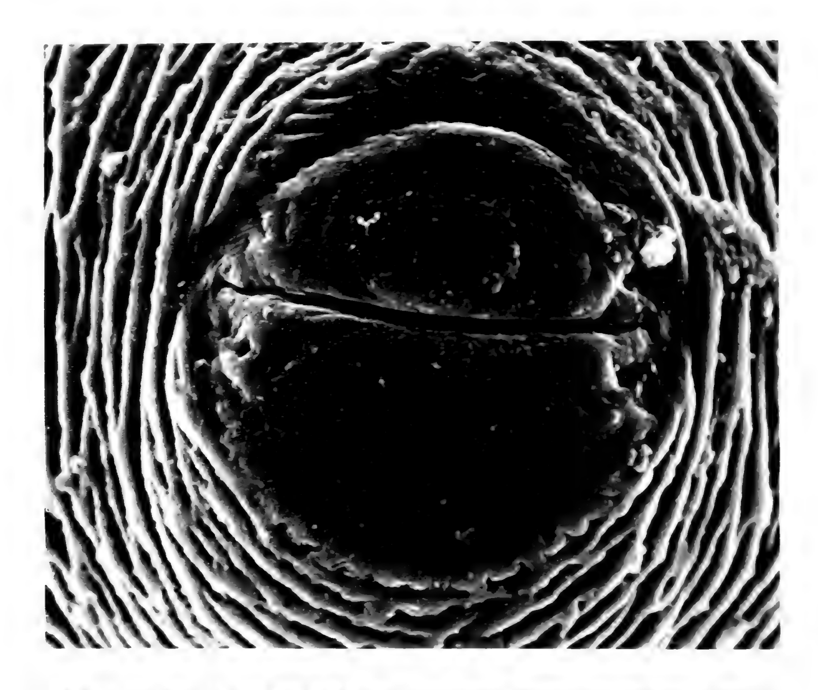
[illegible] *Rotylenchus robustus*, Schwanzende (1200 ×)

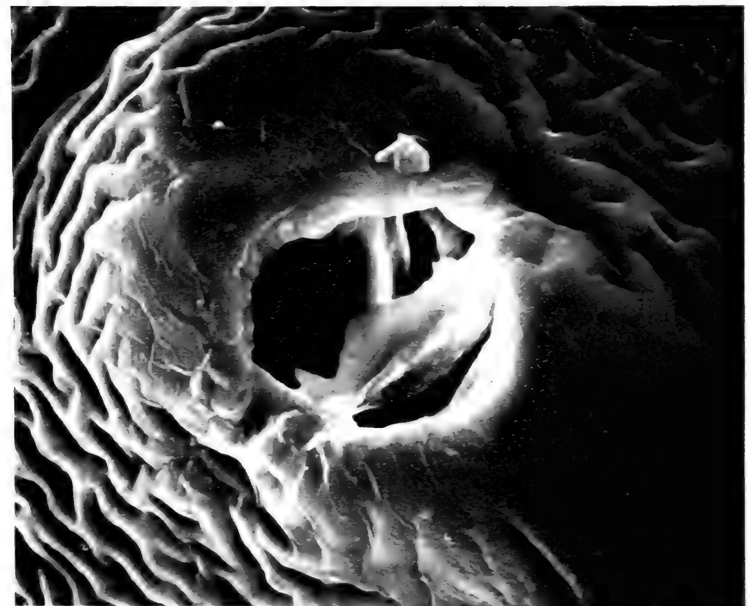




oben: *Rotylenchus robustus*, Vulva (6000 ×)

unten: *Helicotylenchus sp.*, Schwanzende (2400 ×)





oben: *Heterodera cruciferae*, Vulvakegel einer Cyste (1200 ×)

unten: *Heterodera carotae*, Vulvakegel einer Cyste (1200 ×)

d) *Vulvakegel von Heterodera cysten*

Neben Form, Grösse und Farbe der Cysten wird die Struktur der Vulva zur Artbestimmung herangezogen. Grundlegende Arbeiten hierüber stammen von GOFFART (1960). Die verschiedenen Vulva-Typen kommen auf den REM-Bildern gut zur Darstellung. So zeigt Tafel IV, oben, den Vulvakegel von *Heterodera cruciferae*, der dem ambifenestralen Typus angehört. Tafel IV, unten, zeigt *Heterodera carotae*, ebenfalls ambifenestral aber mit geöffneter Vulva, durch die die Unterbrücke und die „Bullae" sichtbar werden. Die Struktur der Cystenschale schliesslich, zeigt bei *H. cruciferae* und *H. carotae* recht verschiedenen Charakter. Ob und inwieweit die Bestimmung von Cysten durch REM-Bilder sicherer gestaltet werden könnte, kann erst nach Vorliegen eines umfangreichen Bildmaterials, das auch der grossen Variabilität innerhalb einer Art Rechnung tragen müsste, beurteilt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine Methode beschrieben, die es gestattet, Nematoden für die Untersuchung im Raster-Elektronenmikroskop zu präparieren. Die damit gegebenen Möglichkeiten verbesserter morphologischer Darstellung von Nematoden werden anhand einiger Beispiele illustriert.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit une méthode de préparation des Nématodes pour l'étude par le microscope électronique à balayage. Des photographies illustrent les possibilités de présentation de détails anatomiques par cette méthode.

SUMMARY

A method is described which makes it possible to prepare nematodes for investigation with the scanning electron microscope. The possibilities described here for improved morphological presentation of nematodes are illustrated with some photographs.

LITERATUR

De Coninck, L. A. 1950. *Les relations de symétrie régissant la distribution des organes sensibles antérieurs chez les Nématodes.* Ann. Soc. R. Zool. Belg. 81.

Goffart, H. 1960. *Taxonomische Bewertung morphologisch-anatomischer Merkmale bei den Cysten der Gattung Heterodera.* Mitt. BBA Land.-u.Forstw. H 99: 24—51.

Green, C. D. 1967. *Preparation of Nematodes for Examination under the Stereoscan electron microscope.* Nematologica 13: 279—282.

De Grisse, A. T. 1969. *Stereoscan Pictures of Criconematidae.* Nematology News 16:24.

Seinhorst, J. W. 1962. *On the killing, fixation and transferring to glycerin of nematodes.* Nematologica 8: 29—30.

Wilson, E. M. 1969. *Cyst markings in two species of Heterodera.* Nematologica 15: 162.

N° 22. **Christoph Imboden.** — Der Biotop des Kiebitz *Vanellus vanellus* in der Schweiz. (Mit 3 Tabellen)

Schweizerische Vogelwarte, Sempach.

Die Schweiz liegt am südlichen Rande des Verbreitungsareals des Kiebitz *Vanellus vanellus.* Im weiten offenen Gelände des nördlichen Mitteleuropa (Holland, Norddeutschland. etc.) zeigt die Art ihre grösste Verbreitungsdichte und gilt dort im Weide- und Wieslands als eigentlicher Charaktervogel. Die wichtigsten Faktoren, die den holländischen Kiebitzbiotop bestimmen, wurden von Klomp (1954) eingehend untersucht. Die Umweltsbedingungen im Brutbiotop sind bei uns etwas anders als im zentralen Verbreitungsgebiet, vor allem wohl infolge der südlicheren Lage unseres Landes und seiner andersartigen Geländegestaltung. Bereits früher wurde anhand von Beobachtungen im Wauwiler Moos (Kanton Luzern) auf einige qualitative und quantitative Biotopsunterschiede hingewiesen (Imboden, 1970). Die vorliegende Untersuchung stützt sich nun auf eine gesamtschweizerische Kiebitzbestandesaufnahme, die von der Schweizerischen Vogelwarte in den Brutperioden 1969 und 1970 durchgeführt wurde. (Miteinbezogen wurden grenznahe Gebiete im Genferbecken und das Rheindelta am Bodensee.) Den zahlreichen Mitarbeitern des ornithologischen Informationsdienstes der Vogelwarte sei auch an dieser Stelle für ihre Hilfe

herzlich gedankt, und speziell den Beobachtern aus dem Rheindelta (R. Appenzeller, B. Keist, P. Willi *et al.*) und dem Nuolener Ried (J. Heim), die uns mehrjährige Aufzeichnungen über Bestand und Biotop zur Verfügung stellten.

1970 brüteten in der Schweiz ca. 740 Kiebitzpaare und weitere 220 in der Umgebung des Rheindeltas. Die Siedlungsgebiete liegen zur Hauptsache im Mittelland und in einigen Voralpentälern. Der Gesamtbestand der Art hat sich in unserem Land in den letzten 10 Jahren verdoppelt. Die Ursachen dafür sind vorderhand unbekannt, sie sind jedoch nicht generell in einer Änderung der Umweltsbedingungen im Brutbiotop zu suchen. Einzelheiten über Bestand, Verbreitung und Bestandeszunahme wurden schon veröffentlicht (Imboden, 1971).

Anpassung an das Kulturland in meliorierten Gebieten

Im letzten Jahrhundert galt der Kiebitz in der Schweiz als typischer Bewohner von sumpfigen Pfeifengras- und Kleinseggenbeständen, *Molinietum* und *Carex* an See- und Flussufern (Von Burg und Knopfli, 1930). Seit den grossen Flusskorrekturen und der Trockenlegung von Riedflächen sind die Brutkolonien immer stärker zusammengeschrumpft und der Bestand erreichte in den Zwanziger- und Dreissigerjahren einen Tiefstand (ca. 150 Paare). Als Ursachen für diese Abnahme wird allgemein das Verschwinden der günstigen Biotope angenommen (Glutz, 1959), ähnlich wie bei Rotschenkel *Tringa totanus*, Bekassine *Gallinago gallinago* und Brachvogel *Numenius arquata*. Im Gegensatz zu diesen Arten zeigte der Kiebitz in der Folge aber eine erstaunliche Anpassung an die neuen Biotopsverhältnisse und brütete in zunehmendem Mass im durch Melioration gewonnenen Kulturland. Heute besiedelt er wiederum die meisten seiner früheren Brutgebiete, allerdings ist mangels Riedflächen das Kulturland zum Hauptbiotop geworden.

Im Jahre 1970 sind von ca. 90 Kolonien 12 ausschliessliche Riedlandsiedlungen. In einigen weiteren Gebieten brütet der Kiebitz eng beieinander in beiden Biotopstypen; Tabelle 1 zeigt die Verteilung der Paare auf die verschiedenen Biotope in der grossen Kolonie des Rheindeltas. Die Kiebitze ziehen dort den — flächenmässig allerdings noch vorherrschenden — Riedbiotop (meistens Kleinseggenried) den Weiden, Mähwiesen und Äckern vor (P. Willi, mündl.). Auch im Nuolener Ried, wo das Flächenverhältnis zwischen Kulturland und Ried in den letzten zwanzig Jahren nahezu unverändert blieb, wird dem Riedlandbiotop im allgemeinen der Vorzug gegeben. Die starke Verlagerung der Bruten ins Kulturland Mitte Fünfzigerjahre (Tabelle 2) steht nach Ansicht des Beobachters J. Heim (mündl.) im direkten Zusammenhang mit den empfindlichen Störungen, die durch den Bau einer neuen Flugpiste entstanden. Die Vögel zogen sich damals

in das weiter entfernte Kulturland zurück und gewöhnten sich später an den verstärkten Flugbetrieb.

TABELLE 1.

Verteilung der Kiebitzbrutplätze im Rheindelta (Bodensee) auf die verschiedenen Vegetationstypen. Der Anbau von Ackerflächen hat in diesem Gebiet erst 1961 nach der Errichtung eines gegen den See schützenden Dammes begonnen (Daten von B. KEIST. P. WILLI *et al.)*

	1961	1962	1963	1964	1965	1969
Total Brutpaare	78-82	69	132	128-133	143	ca.165
Ried			81	} 73-76	79	108
Wiese, Weide			16		17	36
Acker	0	1	29	55-57	41	21
unbekannt			6		6	

TABELLE 2.

Verteilung der Kiebitzgelege im Nuolener Ried (Oberer Zürichsee) auf Riedland- und Kulturlandbiotop. Die Zahlen entsprechen nicht dem Brutpaarbestand, da auch Ersatzgelege mitgezählt sind. (Daten von J. HEIM.*)*

	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
Ried	18	18	12	13	12	11	5	8	9	6	23	27
Kulturland	2	10	8	13	18	18	18	24	15	9	12	12
% Ried	90	64	60	50	40	38	22	25	38	40	66	69

	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	
Ried	22	12	16	12	16	19	10	3	4	10	23	
Kulturland	13	19	11	8	8	3	—	—	—	2	—	
% Ried	63	38	59	60	67	86	100	100	100	83	100	

HEUTIGER BIOTOP

Die Ausdehnung des Biotopes einer Tierart ist entscheidend für deren Verbreitung. Die ursprünglichen Lebensräume des Kiebitz wurden durch den Menschen weitgehend zerstört, ohne dass — abgesehen von einer Adaptations-

phase — grundlegende Änderungen in seinem Verbreitungsbild aufgetreten wären. Es drängt sich also die Frage nach dem Gemeinsamen und dem Verschiedenen von Primär- und künstlichem Sekundärbiotop auf. Welches sind die Faktoren, die ein Gebiet in unseren Breiten heute zu einem günstigen Kiebitzbiotop machen? Bei dieser Frage haben wir zu unterscheiden zwischen Umweltsfaktoren, welche bei der Rückkehr der Art aus dem Winterquartier (Ende Februar, Anfang März) die Wahl des Brutgebietes beeinflussen und sich damit auf ihre Brutverbreitung auswirken und solchen, die erst später das Brutgeschäft beeinflussen, also die Höhe des Bruterfolges mitbestimmen. Ein paar wichtige Faktoren seien hier diskutiert.

1. Faktoren, welche die Brutgebietwahl beeinflussen

a) *Geländeformation.* Der Kiebitz braucht als Brutgebiet in der Regel flaches Gelände. 1970 brüteten 92% der Schweizer Kiebitze in Ebenen von mindestens 1000 m, 78% in solchen von mindestens 1500 m Durchmesser. Diese Ebenen sind meist offen, sie enthalten nur wenig Einzelbäume und Hecken. Bei kleineren Ebenen darf die Talbegrenzung weder zu steil noch zu hoch sein, bei grösseren ist dies weniger wichtig. In kleinerer Zahl brütet der Kiebitz im leicht hügeligen Kulturland (z.B. zwischen Neuenburgersee und Broye-Ebene). Die orographischen Verhältnisse in den Schweizer Brutgebieten entsprechen also der Geländegestaltung im zentralen Verbreitungsgebiet.

b) *Bodenbeschaffenheit.* Der Vergleich einer Kiebitzverbreitungskarte mit der geotechnischen Schweizerkarte zeigt, dass die Brutplätze fast ausschliesslich in den Verlandungszonen von postglacialen und heutigen Seen liegen (vgl. IMBODEN, 1971, Abb. 3 und 4). Die Verlandung geschieht in diesen Zonen entweder durch absterbende Pflanzenteile unter Bildung von torfhaltigen Böden (z.B. Grosses Moos, Wauwiler Moos) oder durch das sand- und kieshaltige Geschiebe eines Flusses (z.B. Thuner Allmend, Reusstal, Rheintal). Eine Karte mit der Ausdehnung unserer Seen nach der letzten Eiszeit kombiniert mit einer Reliefkarte gibt in grossen Zügen das potentielle Verbreitungsgebiet des Kiebitz.

Die Beschaffenheit des Bodens hat mehrfachen Einfluss auf den Biotop des Kiebitz: 1. durch seine Eigenfarbe (z.B. in unbewachsenen Äckern), 2. durch Farbe und Höhe der für solche Verlandungszonen typischen Vegetationsdecke und 3. durch seinen Feuchtigkeitsgehalt. Die ersten zwei Punkte werden im folgenden Kapitel behandelt.

Verlandungszonen haben ursprünglich eine hohe Bodenfeuchtigkeit, welche aber vielerorts durch die Melioration oberflächlich stark reduziert wurde. Der Grundwasserspiegel ist in solchen Zonen aber nach wie vor ziemlich hoch und bei allgemeinen Hochwasserstand im Frühjahr — verursacht durch ausgiebige Regenfälle und die Schneeschmelze — tritt in meliorierten und unmeliorierten

Verlandungsgebieten beinahe regelmässig hohe Bodennässe auf, verbunden mit der Bildung von ausgedehnten Lachen, die nur langsam abfliessen. Diese Feuchtigkeitsperiode fällt zusammen mit dem Beginn der Brutperiode des Kiebitz. Für eine ursprünglich sumpfiges Gelände bewohnende Vogelart ist bei der Biotopswahl offenbar auch im Kulturland eine hohe Bodennässe wichtig. Zum gleichen Schluss gelangen BEZZEL, KRAUSS und VIDAL (1970) in Bayern. Die Bodenbeschaffenheit erklärt auch, warum heute der Kiebitz nur selten Kulturland ausserhalb ehemaliger Verlandungszonen besiedelt.

c) *Vegetation.* Im Gegensatz zu anderen Bodenbrütern (z.B. Feldlerche *Alauda arvensis*), die ihr Gelege in der hohen Vegetation möglichst verstecken, bevorzugt der Kiebitz Neststandorte, die ihm im näheren Umkreis gute Sicht gewähren. Deshalb sucht er im März dort Brutplätze, wo keine oder nur niedrige Vegetation vorhanden ist. Nach KLOMP (1954) darf in einem Kiebitzbrutgebiet sogar während der ganzen Bebrütungszeit die Vegetationshöhe von 8 cm nicht überschritten werden.

Der Vegetationszustand äussert sich im farblichen Aspekt eines Gebietes. In Holland haben die enormen Viehweiden im Frühjahr eine einheitliche graubraune oder graugrüne Färbung, während bei uns die starke Parzellierung des Kulturlandes ein mosaikartiges Bild mit verschiedenen Farbtönen hervorruft. Die dunkle, in Verlandungszonen mit torfhaltigem Boden fast schwarze Farbe des noch unbewachsenen Ackerbodens (gepflügt oder geeggt) oder eines Brachfeldes wird dem Gelbgrün einer Kunstwiese vorgezogen. Auch bei einer späteren Besiedlung, wie sie vereinzelt bis Ende April vorkommt, oder bei Ersatzgelegen werden die Getreideäcker vor den nun grünen Kuntswiesen bevorzugt, ungeachtet der Getreidekeimlinge, die bereits 5-10 cm hoch sein können (Tabelle 3). Ein solches Keimlingsfeld bietet von oben noch einen dunklen Aspekt, da zwischen den regelmässig gesäten Reihen noch viel Ackerboden sichtbar ist. Bei kleiner Vegetationsdichte ist die kritische Vegetationshöhe somit bestimmt grösser.

Wir stehen scheinbar vor einem Widerspruch: In den Kolonien in Mischbiotopen wird das Riedland als Brutplatz dem Kulturland, innerhalb des Kulturlandes aber der Ackerboden dem Grasland vorgezogen, welches im März aussehensmässig dem Ried ähnlicher ist. Der Grund dazu sind die in den Kunstwiesen später viel ungünstiger werdenden Vegetationsverhältnisse (vgl. weiter unten).

b) *Brutortstreue.* Die Brutplatztradition spielt bei manchen Limikolenarten bei der Brutplatzwahl eine nicht zu vernachlässigende Rolle, die im Falle des Kiebitz auch von KLOMP (1954) betont wird. Über den quantitativen Anteil der Vögel, die im folgenden Jahr an denselben Brutort zurückkehren, gibt es in der Schweiz keine Untersuchungen. Einzelfälle von Brutortstreue sind durch Beringung jedoch nachgewiesen (z.B. HEIM, 1962).

TABELLE 3.

Vegetationszustand bei den Kiebitznestern im Wauwiler Moos zur Zeit des jeweiligen Legebeginns.

Legebeginn	1968			1966	Total	Prozent
	vor 15.4.	15.4.-15.5.	nach 15.5.			
Brachacker	7	—	1	6	14	61%
Acker ohne Keimlinge	13	10	4	35	62	
Kartoffelacker mit Keiml.[1]	—	—	4	1	5	15%
Rübenacker mit Keiml.[1]	—	1	4	2	7	
Sommergetreide mit Keiml.[1]	—	3	—	3	6	
Wintergetreide	1	—	—	—	1	
Kunstwiese	6	5	—	10	21	23%
feuchte Sauerwiese	—	—	—	8	8	

[1] Keimlinge mindestens 5 cm hoch.

Die vier hier erwähnten Faktoren wirken (gemeinsam mit mehreren anderen) bei der Auswahl des Brutgebietes nicht einzeln, sondern sind oft voneinander oder von einem gemeinsamen übergeordneten Faktor abhängig. So wie Pflanzendecke und Bodenbeschaffenheit zusammengehören, stehen auch Bodenbeschaffenheit und Geländeformation zueinander in Beziehung: Als ehemals seichte Uferzonen sind Verlandungszonen stets flache Gebiete. Als übergeordneter Faktor kann beispielsweise die Witterung gelten, denn sie bestimmt die Feuchtigkeit des Bodens und somit auch den Zustand der Vegetation. Die diskutierten Faktoren sind als „proximate factors" (LACK, 1954), also als unmittelbar wirkende zu verstehen.

2. *Faktoren, welche das Brutgeschäft beeinflussen*

Die Höhe des Bruterfolges ist beim Kiebitz von einer grossen Zahl von Umweltsfaktoren abhängig: Witterungseinflüsse, Zahl der vorhandenen Feinde, Nahrungsverhältnisse etc. Viele von ihnen sind im Zeitpunkt der Wahl des Brutgebietes noch nicht ersichtlich, sondern der Vogel wird mit ihnen erst später konfrontiert. Die Umstellung auf das Brüten im Kulturland hat den Kiebitz mindestens zwei neuen Umweltseinflüssen ausgesetzt, die im Riedland wenig bis keine Rolle spielten, im Sekundärbiotop aber für das erfolgreiche Bebrüten der Gelege und das Flüggewerden der Jungen von grosser Bedeutung sind. Ich beschränke die Diskussion auf diese zwei speziellen Kulturlandfaktoren. Es sind

dies einerseits die Störungen durch die landwirtschaftlichen Feldarbeiten und andererseits die rasch anwachsende und sich verdichtende Vegetation.

a) *Landwirtschaft.* Die Landwirtschaftsarbeiten setzen gewöhnlich Anfang April ein. Der vom Kiebitz bevorzugte Untergrund, der vegetationslose Ackerboden, wird davon zunächst am stärksten betroffen: Umpflügen der Brachfelder, Eggen, Walzen und Säen. Nach Beobachtungen im Wauwiler Moos ist während dieser Zeit die Verlustrate unter den Gelegen im Ackerland sehr hoch. Die Ersatzgelege, die im ganzen Mai abgelegt werden können, sind weniger gefährdet, doch bringt auch hier das Nachwalzen und Spritzen der Keimfelder neue Gefahrenmomente. In den Kunstwiesen herrscht nach dem Aufrauhen des Bodens (Anfang April) zunächst Ruhe, im Mai aber können Walzen und Mähmaschinen Verluste unter Gelegen und Jungen verursachen.

Der Einfluss der Landwirtschaft auf den Bruterfolg lässt sich kaum in allgemein gültigen Zahlen formulieren. Zeitlicher Ablauf und Häufigkeit, mit der Arbeiten wie das Walzen und Spritzen wiederholt werden, sind in jeder Gegend verschieden. Es ist auch schwierig zu beurteilen, ob die zunehmende Mechanisierung für den Kiebitz von Vor- oder Nachteil ist. Die Gefahr des direkten Überfahrens von Gelegen oder Jungen ist vielleicht grösser, dafür ist die Dauer der Störung, durch welche z.B. die Vögel auf den Nachbarfeldern vom Brüten abgehalten werden, verkürzt. Beobachtungen im Wauwiler-Moos bestätigen, dass bei wiederholter langer Störung, wie sie z.B. bei der Pflege von Rübenäckern auftritt, Gelege durchaus verlassen werden können. Schliesslich dürften auch die moderne Art der Düngung und die vermehrte Anwendung von Herbiziden einen Einfluss ausüben, sei es durch die aufgenommene Nahrung oder direkten Körperkontakt (Imboden, 1968).

b) *Vegetation.* Während zu Beginn der Brutzeit auf den Äckern die Vegetation meistens fehlt und sie im Wiesland in Höhe und Farbe nicht wesentlich vom Riedland abweicht, ändern sich die Verhältnisse für die Jungen und die Spät- und Ersatzbruten. Die für das zentrale Verbreitungsgebiet kritische Vegetationshöhe von 8 cm wird bei uns zur Schlüpfzeit in den Kunstwiesen und im Ackerland überschritten. Im letzteren ist dafür die Dichte geringer. Werte, die 1968 bis 1970 im Wauwiler Moos bei erfolgreichen Gelegen gemessen wurden, liegen im Wiesland oft zwischen 20 und 30 cm (Extremfälle bis zu 45 cm) und in Saatfeldern zwischen 15 und 20 cm. Erfolglose Gelege wurden auch gefunden in Kartoffeläckern mit über 50 cm hohen Stauden. Ob die grössere Vegetationshöhe einen wirklich grossen Nachteil bedeutet, ist nicht einfach zu beurteilen. Die frisch geschlüpften Jungen werden ziemlich rasch an kurzgrasige Plätze geführt, die für die Nahrungsaufnahme offenbar am geeignetsten sind und den Alttieren eine bessere Überwachung der sonst selbstständigen Jungen erlauben. Gemähte Wiesen sind für die Kücken daher ein bevorzugter Aufenthaltsort.

Wenn wir im Kulturland zumindest die Landwirtschaftsarbeiten, evt. aber auch die grössere Vegetationshöhe als erschwerende Faktoren betrachten, so ergibt sich dafür im Vergleich zum Riedbiotop mindestens ein nicht geringer Vorteil: Die Gelege sind weitgehend vor Überschwemmungen durch starkes Hochwasser geschützt. In Riedbiotopen an Seeufern werden durch den übermässig ansteigenden Seespiegel immer wieder Gelege vernichtet. Im Rheindelta brüteten in den Fünfzigerjahren nur etwa 40—50 Kiebitzpaare. Das Wachstum der Kolonie zum heutigen Bestand von ca. 150 Paaren setzte erst 1960 nach der Fertigstellung des Dammes ein, der das Ried gegen den See abtrennt und somit vor Überschwemmungen sichert (P. Willi, mündl.).

Zusammenfassung

1. In der Schweiz sind primär die sumpfigen Riedflächen der Hauptbiotop des Kiebitz, seit den Meliorationen nun aber das Kulturland.
2. Folgende Faktoren spielen für den Kiebitz bei der Auswahl seines Brutgebietes u.a. eine wichtige Rolle: *a)* Geländeformation: möglichst flache und offene Ebene. *b)* Bodenbeschaffenheit: Meliorierte oder unmeliorierte Verlandungszone von postglacialen oder heutigen Seen mit hohem Grundwasserspiegel, der eine hohe Frühjahrsnässe bewirkt. *c)* Vegetation: In Mischbiotopen werden Riedflächen, im Kulturland dunkler Ackerboden mit fehlender oder kurzer Vegetation vorgezogen.
3. Folgende Faktoren haben im Kulturland einen zusätzlichen Einfluss auf den Bruterfolg: *a)* Landwirtschaft: Zerstörung der Gelege oder Jungen bei der Feldbewirtschaftung. *b)* Vegetation: Im Kulturland wird ab Monat Mai der für Holland ermittelte Optimalwert der Vegetationshöhe weit überschritten; in den Saatfeldern ist die Pflanzendichte allerdings geringer.

Résumé

1. Au cœur de son aire de répartition (Hollande), les grands pâturages plats à bétail constituent le principal habitat du Vanneau; en Suisse il s'agissait primitivement des surfaces marécageuses, mais depuis les assèchements ce sont les zones cultivées.
2. Les facteurs suivants jouent un rôle important lors du choix du terrain de reproduction du Vanneau: *a)* Forme du terrain: plaine aussi plate et ouverte que possible. *b)* Qualité du sol: zone d'atterrissement, drainée ou non, de lacs postglaciaires ou actuels, avec haut niveau de la nappe phréatique provoquant une humidité printanière considérable. *c)* Végétation: les surfaces

marécageuses sont préférées dans les biotopes mixtes, mais dans les zones cultivées un sol foncé sans végétation ou avec végétation très courte.

3. Les facteurs suivants ont une influence supplémentaire sur le succès de nidification: *a)* Agriculture: destruction des nids ou des poussins lors des travaux agricoles. *b)* Végétation: dans les zones cultivées, la hauteur optimale de la végétation calculée pour la Hollande est déjà dépassée dès le mois de mai, mais dans les céréales, la densité de la végétation est moins grande.

SUMMARY

1. In the Netherlands the great, flat pastureland is the Lapwing's main habitat. In Switzerland it bred primarily in boggy marshland, and since the drainage of these areas mainly on cultivated land.
2. In Switzerland, the following factors are important in the Lapwing's habitat: *a)* Formation of the terrain: flat and open plains, *b)* Nature of the soil: Silted up areas (ameliorated or not) of existing or postglacial lakes with a high groundwater level causing a great wetness of the soil in spring. *c)* If available the marshland (*Molinietum* and *Carex)* is preferred, on cultivated land the dark soil without or with short vegetation only is the favourite breeding place.
3. On the cultivated ground the following factors have an additional influence on the breeding success: *a)* Destruction of clutches and youngs by farming activity. *b)* From May on the vegetation grows higher than the optimal value determined by KLOMP (1954) in Dutch grassland, but on the fields of wheat it is less dense.

LITERATUR

BEZZEL, E,. W. KRAUSS und A. VIDAL. 1970. *Der Kiebitz (Vanellus vanellus) als Brutvogel in Bayern.* Anz. orn. Ges. Bayern 9: 27—46.

BURG, G. VON und W. KNOPFLI. 1930. *Die Vögel der Schweiz.* 16. Lieferung. Bern.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. 1959. *Verbreitung und Häufigkeit des Kiebitz (Vanellus vanellus L.) in der Schweiz von der Zeit der Meliorationen nach 1848 bis heute.* Orn. Beob. 56: 178—205.

HEIM, J. 1962. *Beobachtungen an einem farbberingten Kiebitzweibchen, Vanellus vanellus.* Orn. Beob. 59: 65—69.

IMBODEN, CH. 1968. *Gelbfärbung von Federn und Haaren durch Herbizid.* Orn. Beob. 65: 191.

— 1970. *Zur Ökologie einer Randzonen-Population des Kiebitz (Vanellus vanellus) in der Schweiz.* Orn. Beob. 67: 41—58.

— 1971. *Bestand, Verbreitung und Biotop des Kiebitz (Vanellus vanellus) in der Schweiz.* Orn. Beob. 68: 37-53.

KLOMP, H. 1954. *De terreinkeus van de Kievit (Vanellus vanellus L.).* Ardea 42: 1—139.

LACK, D. 1954: *The natural regulation of animal numbers.* Oxford.

Nº 23. **Anna Maria Klötzli, F. Römer** und **S. Rosin.** — Jahreszeitliche Grössenvariation bei *Chironomus plumosus* L.[1] (Mit 8 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Bei tiefen Temperaturen aufgezogene Chironomiden-Larven ergeben grössere Imagines als in warmem Wasser gehaltene. Daher sind auch im Freiland im Laufe eines Sommers Mücken von unterschiedlicher Körpergrösse zu erwarten. Im folgenden werden die Ergebnisse von Grössenmessungen an Mücken aus den Jahren 1969 und 1970 mitgeteilt und diskutiert. In Verbindung mit Schlüpfdiagrammen und Erfahrungen aus der Laborzucht kann die Grösse zur Abgrenzung der während eines Jahres schlüpfenden Generationen herangezogen werden.

Wir danken Herrn Dr. J. Fischer insbesondere für die Herstellung der Fangreusen, ihm und Fräulein V. Siegfried für die tatkräftige Hilfe bei der Beschaffung des Materials.

Materialbeschaffung

Im April 1969 wurde erstmals eine Fangreuse für schlüpfende Imagines an einer ca. 4 m tiefen Stelle im Wohlensee bei Bern versenkt (Reuse Nr. 1). Es handelt sich um einen gegen unten offenen, mit feinem Messingdrahtgeflecht bespannten Fangtrichter mit einer Grundfläche von 2 m². Wenn die aufsteigenden Puppen in die oben angebrachte, halb mit Luft gefüllte Flasche gelangen, schlüpfen sie dort an der Wasseroberfläche und können dann bequem eingeholt werden. Die Falle wurde an den beiden Sockeln eines Hochspannungsmastes befestigt und hing während des ganzen Sommers über der gleichen Stelle. Im nächsten Frühjahr wurden zwei weitere im Prinzip gleich gebaute Fangreusen mit einer Grundfläche von je 1 m² an benachbarten Stellen verankert (Abb. 1). Je nach Windrichtung und Wasserströmung drehten sich diese Fallen um ihren Ankerpunkt, sie hingen also nicht stets über dem gleichen m² Seegrund. Reuse Nr. 2 befand sich bei ca. 2 m, Reuse Nr. 3 bei ca. 5 m Wassertiefe.

Verschiedene Autoren verwendeten für ähnliche Untersuchungen kleinere solche Fallen und diskutierten die Vor- und Nachteile dieser Fangtechnik (Brundin 1949, Mundie 1956, 1957, Palmén 1962, 1966, Morgan et al. 1963,

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch Nr. 3.283.69).

Reiss 1968). Für unser Problem vermochten die Reusen voll zu genügen, da es uns weniger um einen Vergleich der absoluten Schlüpfhäufigkeiten an verschiedenen Stellen zu tun war, als ganz einfach um eine Beschaffung von Imagines aus dem Freiland.

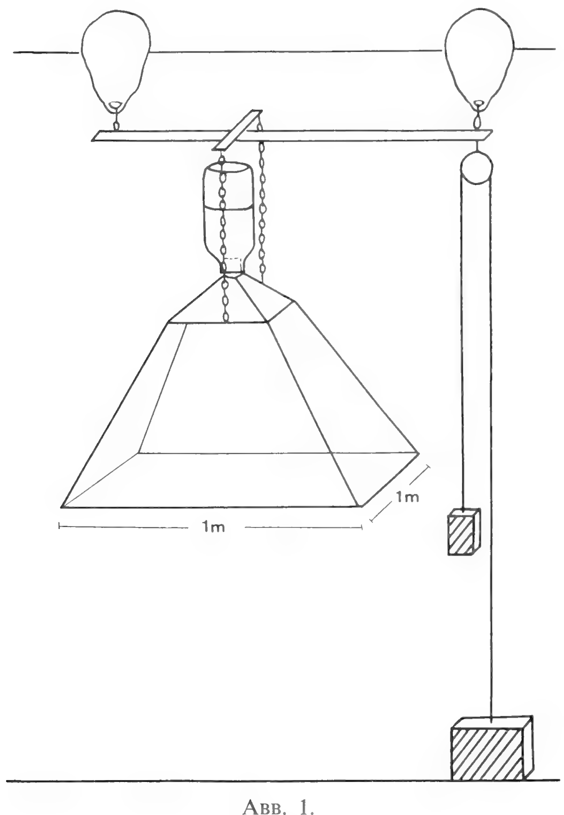


Abb. 1.
Fangreuse.

Im Jahre 1969 zeigte die Erfahrung, dass die Flasche auf der Reuse im Sommer alle Tage ausgewechselt werden muss, da sonst Verluste durch Verpilzung der ins Wasser geratenen Mücken auftreten. Um einen zu grossen Arbeitsaufwand zu vermeiden und doch während der Fangzeit ein möglichst vollständiges Material zu erhalten, wurde 1970 bei den drei Reusen nach je fünf aufeinanderfolgenden Fangtagen eine Pause eingelegt.

Netzfänge aus Mückenschwärmen lieferten ein weiteres umfangreiches Material. Diese Imagines wurden im Rahmen einer Untersuchung über das Schwarmverhalten in knapp 3 km Distanz von den Reusen, am Ufer eingefangen (Römer und Rosin 1971) und können hier nun für einen Vergleich herangezogen werden.

Bestimmung der Körpergrösse

Als Mass für die Grösse der Mücken diente uns der distale Abschnitt des Flügels (Abb. 2). In Abb. 3—6 bedeuten 80 Einheiten 3 mm. Wie sich herausstellte, stimmt dieses von uns seit einigen Jahren verwendete Flügelmass leider nicht mit dem für Chironomiden heute üblichen überein (Strenzke 1959, Schlee 1966).

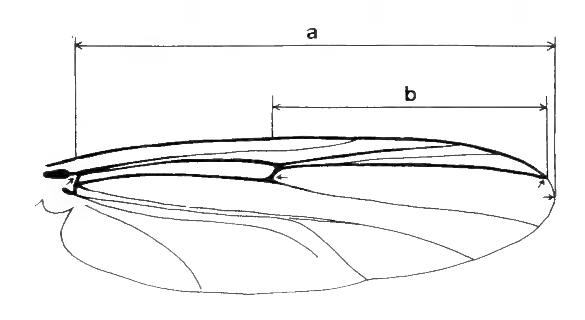


Abb. 2.

Flügel eines Weibchens.

a = gesamte Flügellänge; b = gemessener Flügelabschnitt;

♂: a = (1,852 ± 0,004) · b; ♀: a = (1,736 ± 0,005) · b.

Bei der Ermittlung eines Faktors, um die gemessene Strecke auf die gesamte Flügellänge umzurechnen, hat sich herausgestellt, dass bei *Chironomus plumosus* diese Flügelproportion in beiden Geschlechtern verschieden ist. Um die gesamte Flügellänge zu erhalten, muss bei den Männchen der distale Abschnitt mit 1,852 ± 0,004 multipliziert werden, bei den Weibchen aber nur mit 1,736 ± 0,005. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern würde also etwas kleiner ausfallen, wenn wir mit der ganzen Flügellänge gearbeitet hätten (vgl. Abb. 3, 4 und 5).

Ergebnisse der Reusenfänge

In Abb. 3 oben ist jede im Laufe des Sommers 1969 in Reuse 1 geschlüpfte Mücke mit mindestens einem messbaren Flügel als Punkt eingetragen. Was unmittelbar auffällt, ist die erwartete Grössenabnahme gegen den Herbst zu in beiden Geschlechtern. Erstaunlicherweise handelt es sich aber nicht um eine kontinuierliche Abnahme, sondern wir haben eine Art Stufung vor uns.

Bei der statistischen Bearbeitung des Materials erhält man für die Weibchen die drei eingezeichneten linearen Regressionen, (vgl. Tab. 1), also drei Grössenniveaus. Die Tiere eines Niveaus unterscheiden sich statistisch gesichert von denjenigen des vorangehenden oder des nachfolgenden.

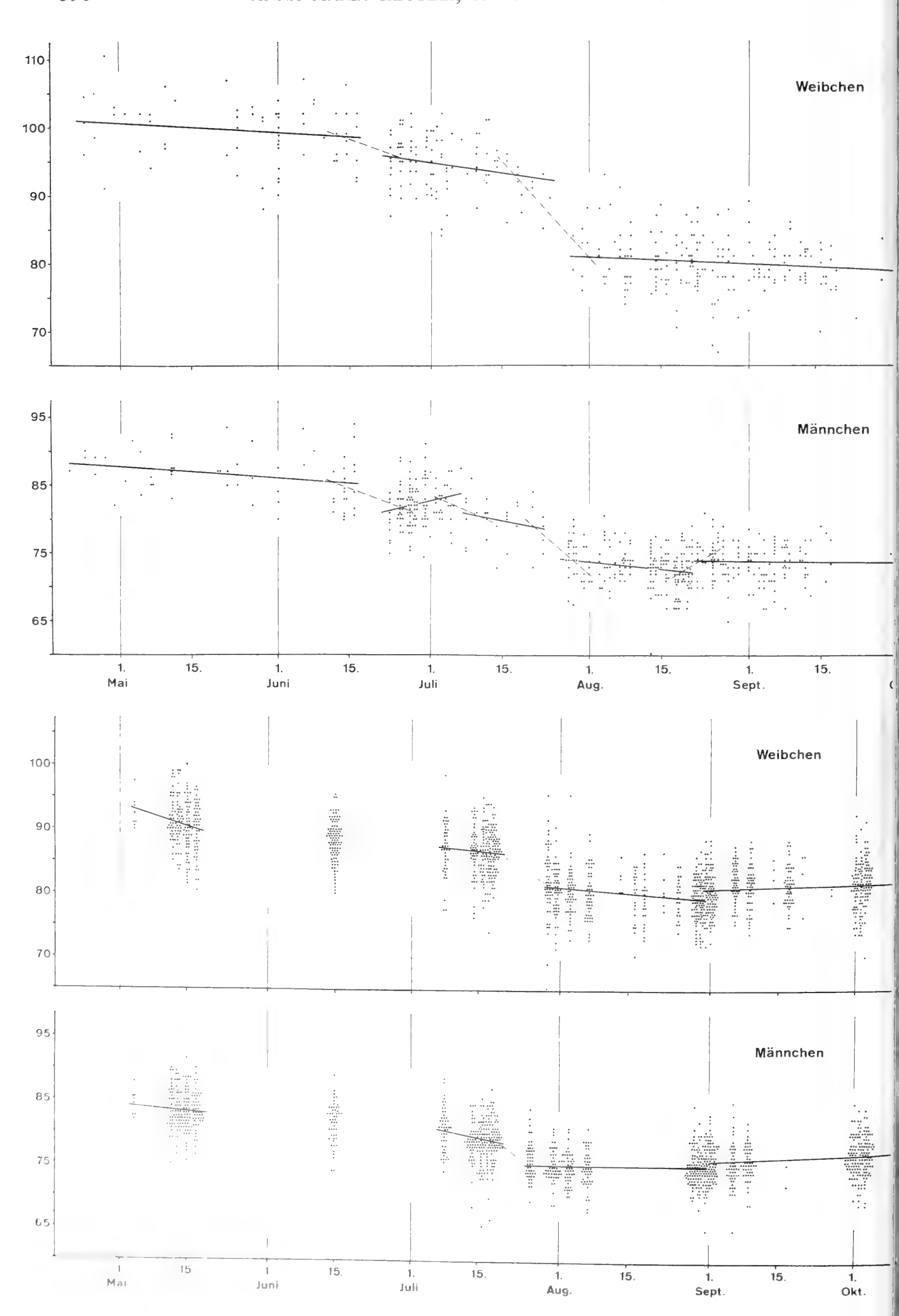


ABB. 3.
Grösse von Ch. plumosus im Jahre 1969.
oben: Imagines aus Reuse Nr. 1,
unten: Schwarmmücken.

TABELLE 1.

Daten zur Grösse von Chironomus plumosus *im Jahresverlauf.*

♂		S 1969	R 1 1969	R 1 1970	R 2 1970	R 3 1970
1. Niveau	x̄	83,37	86,22	83,73	85,17	
	N	193	60	13	26	0
	b	—0,072	—0,051	—0,004	—0,153	
	Sign.	—	*	—	*	
2. Niveau	x̄	79,20	81,71	80,78	81,81	77,82
	N	250	153	103	65	30
	b	—0,157	—0,096 [1]	—0,011	0,071	—0,240
	Sign.	**	**	—	—	*
3. Niveau	x̄	75,07	73,48	73,74		74,71
	N	350	329	102	4	140
	b	—0,011	—0,001 [2]	—0,025 [2]		—0,024 [2]
	Sign.	—	—	—		*
4. Niveau	x̄	76,53				
	N	353				
	b	0,033				
	Sign.	**				
♀						
1. Niveau	x̄	90,65	99,66	95,30	99,02	
	N	192	65	32	25	3
	b	—0,229	—0,048	0,009	—0,033	
	Sign.	*	—	—	—	
2. Niveau	x̄	86,70	94,54	91,85	93,43	90,05
	N	244	102	120	81	30
	b	—0,125	—0,116	—0,048	0,001	0,032
	Sign.	—	*	—	—	—
3. Niveau	x̄	80,16	80,06	79,63		82,70
	N	370	188	24	5	48
	b	—0,064	—0,043	0,011		0,011
	Sign.	**	*	—		—
4. Niveau	x̄	81,37				
	N	442				
	b	0,027				
	Sign.	*				

S = Schwarmmücken
R 1-3 = verschiedene Fangreusen
x̄ = mittlere Grösse (distaler Abschnitt des Flügels in Messokulareinheiten. 80 ME = 3 mm)
N = Individuenzahl
b = Neigung der Regressionsgeraden
Sign.: * bzw. ** = statistisch gesicherte Neigung
[1]) nicht lineare Regression
[2]) nicht lineare Regression. Die Zeitspanne des 4. Niveaus ist hier eingeschlossen.

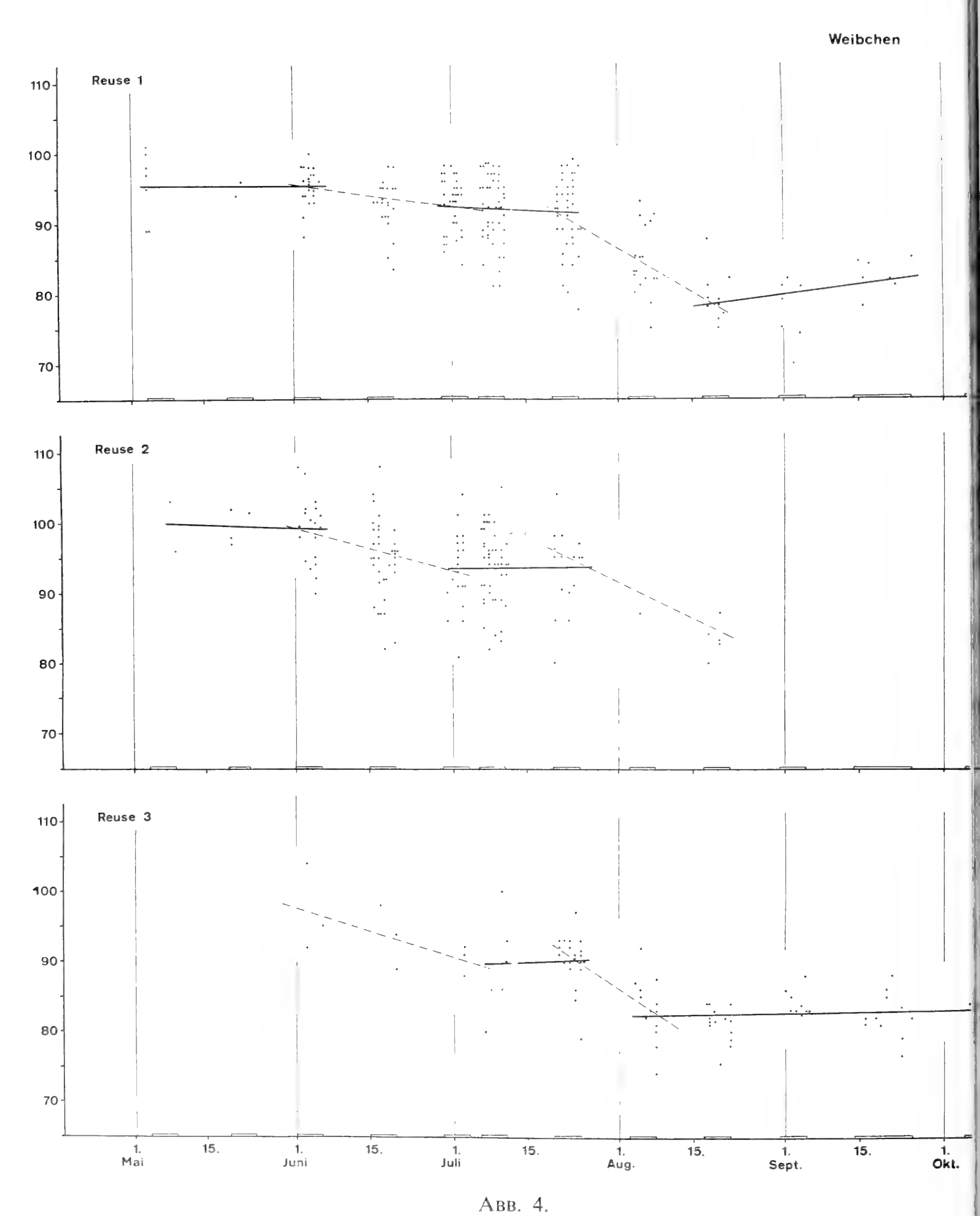


Abb. 4.
Grösse der im Jahre 1970 in den Fangreusen geschlüpften Weibchen.

Bei den kleineren Männchen treten die zwei Stufen (Stufe = Uebergang von einem Niveau zum andern) etwa zur gleichen Zeit auf wie bei den Weibchen, um den 18. Juni und um den 26. Juli. Die Ende August und im September schlüp-

fenden Männchen sind deutlich wieder grösser als diejenigen von Mitte August. Das dritte Niveau ist also nicht einheitlich, die hierzu berechnete Gesamtregression ist nicht linear (Tab. 1 ♂). Auch das zweite Niveau ist bei den Männchen in sich

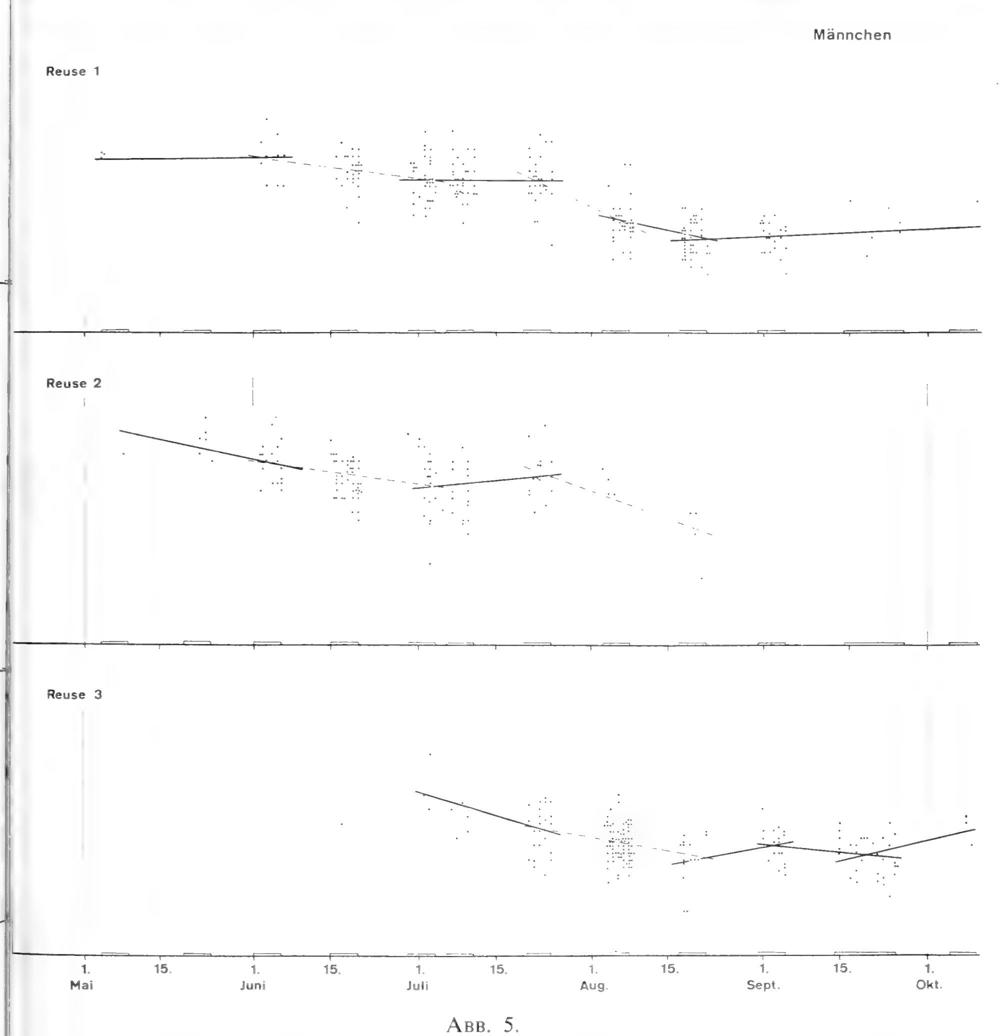


ABB. 5.
Grösse der im Jahre 1970 in den Fangreusen geschlüpften Männchen.

nicht linear, die Flügellänge nimmt zuerst zu, dann wieder ab. Eine Erklärung für diese Inhomogenität konnten wir bisher nicht finden.

Bei den 1969 in Reuse 1 geschlüpften Imagines sind demnach zwei deutliche Stufen zu beobachten, nach Mitte Juni die erste, Ende Juli die zweite. Eventuell ist bei den Männchen Ende August eine dritte, kleinere Stufe in umgekehrter Richtung vorhanden.

Betrachten wir nun davon ausgehend die Ergebnisse der drei Reusen von 1970 (Abb. 4 und 5), so können wir trotz des kleineren Materials eine auffallende Uebereinstimmung feststellen. Die Fanglücken erschweren es allerdings, die Niveaus zeitlich abzugrenzen. Auch 1970 unterscheiden sich die verschiedenen Grössenniveaus statistisch gesichert voneinander. Das dritte Niveau bei den

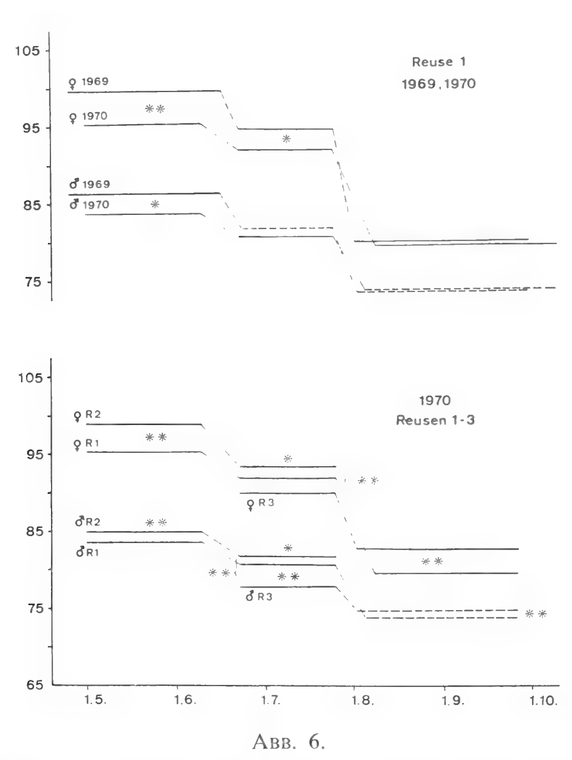


Abb. 6.

Schematische Darstellung der mittleren Grösse, $\bar{x}$ von Tab. 1, für die einzelnen Grössenniveaus. Nicht lineare Niveaus gestrichelt. * bzw. ** = signifikante Unterschiede zwischen entsprechenden Niveaus der verschiedenen Jahre, resp. Reusen.

Männchen aus den Reusen 1 und 3 ist wiederum nicht linear. Trotzdem wurde in Tabelle 1 die mittlere Grösse ($\bar{x}$) auch für diese Zeitabschnitte angegeben. Die Tabelle gibt weiter Auskunft darüber, ob die Neigungen der verschiedenen Regressionen statistisch gesichert von der Waagrechten abweichen oder nicht (* $5\% > P > 1\%$, ** $P < 1\%$).

Abb. 6 stellt eine ganz schematische Zusammenfassung der Ergebnisse aller Reusenfänge dar. Ungeachtet der zum Teil gesicherten Neigungen der Regressionsgeraden sind die Niveaus in ihrer ungefähren Ausdehnung waagrecht eingezeichnet ($\bar{x}$ in Tab. 1), nicht lineare Niveaus sind gestrichelt dargestellt. Es ist zugleich ersichtlich, ob sich die entsprechenden Grössenniveaus in beiden

Jahren oder bei den verschiedenen Reusen statistisch gesichert unterscheiden. Wir finden örtliche und zeitliche Unterschiede, welche wohl auf unbekannte Schwankungen von Umweltkomponenten, wie z.B. Sauerstoff- oder Nahrungsangebot, zurückzuführen sind. Unterschiedliche Temperaturen im Bodenschlamm können kaum mitverantwortlich gemacht werden, da es sich bei unserem Gewässer nicht um einen geschichteten See, sondern um einen untiefen Fluss-Stau mit einer ständigen geringen Wasserströmung handelt.

Grösse der Schwarmmücken

Die Schwarmmücken, welche ein wesentlich grösseres Einzugsgebiet vertreten als diejenigen aus den Fangreusen, geben uns einen Anhaltspunkt dafür, ob das allgemeine Ergebnis einer jahreszeitlichen Grössenstufung auf die ganze Population übertragen werden kann. In Abb. 3 unten sind in ganz analoger Weise die Flügellängen der Schwarmmücken wiedergegeben. Da diese Imagines ursprünglich für eine andere Untersuchung eingefangen wurden, fehlen leider Proben von Ende Mai und Juni fast vollständig. Immerhin stimmt das Ergebnis mit demjenigen der Reusenfänge recht schön überein. Besonders deutlich zeigt sich nun hier in beiden Geschlechtern eine dritte Stufe Ende August. Vielleicht deutet sich das Vorhandensein dieser Stufe bei den Männchen von 1970 (Abb. 5) in der Inhomogenität des letzten Niveaus an. Dass sie bei den Weibchen aus den Reusen nicht in Erscheinung tritt, muss dem etwas kleinen Material und der relativ grossen Streuung zugeschrieben werden.

Interessanterweise liegen die beiden ersten Grössenniveaus bei den Schwarmmücken wesentlich tiefer als bei den Imagines aus Reuse 1 des gleichen Jahres. Wahrscheinlich herrschten zu jener Zeit an der Stelle der Reuse für die Larven überdurchschnittlich gute Bedingungen.

Zusammenfassend sei festgehalten, dass bei den Imagines der Population Wohlensee vier (eventuell drei) deutlich voneinander verschiedene Grössenniveaus auftreten. Uber deren Ursachen sollen nun noch einige Vermutungen angestellt werden.

Zur Frage der Generationen

Es ist zweifellos berechtigt, den jahreszeitlichen Gang der Wassertemperatur mit der bei *Chironomus plumosus* gefundenen Grössenvariation in Beziehung zu setzen. Ein in ca. 4 m Tiefe bei Reuse 1 auf dem Seegrund stationierter Thermograph lieferte die in Abb. 7 aufgezeichneten Wassertemperaturen. Die relativ grossen kurzfristigen Schwankungen im Sommer dürften darauf zurückzuführen sein, dass, wie bereits erwähnt, im Wohlensee keine Temperaturschichtung

zustande kommt und die Wasserführung des aufgestauten Flusses je nach Witterung sehr unterschiedlich sein kann. Von der Wassertemperatur ausgehend würde man vielleicht bei den Mücken eine kontinuierliche Abnahme der Imaginalgrösse gegen den Sommer zu und im Herbst eine Grössenzunahme erwarten. Die festgestellten Grössenstufen bei Männchen und Weibchen können jedoch unseres Erachtens mit dem Gang der Temperatur nicht erklärt werden. Es liegt

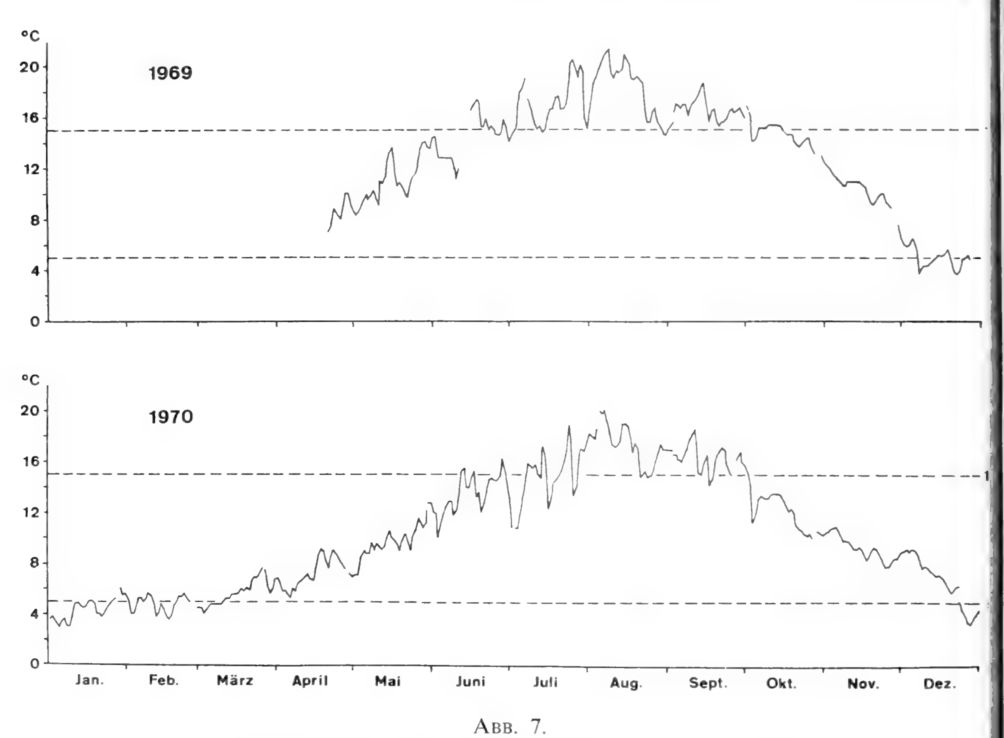


ABB. 7.

Jahreszeitlicher Verlauf der Wassertemperatur (Tagesmittel), mit versenktem Thermographen in ca. 4 m Tiefe, auf dem Seegrund gemessen.

nahe, in diesem Zusammenhang an die sich im Laufe des Sommers ablösenden Generationen zu denken. Man könnte z.B. für die 3—4 verschiedenen Grössenniveaus ebensoviele Generationen annehmen. Dass eine solche Annahme wahrscheinlich aber nicht zutrifft, soll im folgenden gezeigt werden.

Die Larven der ersten Mücken im Frühling (1. Niveau) haben die kalte Jahreszeit sicher als grosse Larven überdauert, denn bei Temperaturen unter 5° C, wie sie im Winter über 3—4 Monate im Wohlensee herrschen, entwickeln sich die Larven kaum mehr weiter (KONSTANTINOV 1958, HILSENHOFF 1966, FISCHER 1969) und die kurze etwas wärmere Zeit im Frühling bis zum Beginn des Schlüpfens dürfte nur noch für die Vorpuppen- und Puppenentwicklung ausreichen.

Das zweite Grössenniveau beginnt in beiden Jahren zwischen dem 15. und 20. Juni. Handelt es sich nun bei diesen Tieren bereits um die Nachkommen der Frühlingsmücken, also um die zweite Generation? Nach KONSTANTINOV (1958) benötigt *Chironomus plumosus* unter Laborbedingungen für die Entwicklung vom Ei zur Imago die Temperatursumme von 590—640 Grad-Tagen. Um die Zahl der Grad-Tage zu erhalten, multipliziert man die mittlere Wassertemperatur in °C mit der Anzahl für den betreffenden Entwicklungsabschnitt benötigten Tage. Dies ergibt einen Wert, über dessen Konstanz in verschiedenen Temperaturbereichen für *Chironomus* allerdings nichts bekannt ist. Im Übrigen ist klar, dass die Entwicklungsdauer nicht allein von der Temperatur abhängt.

Im Utscha—Stausee fand SOKOLOWA (1968) für *Chironomus plumosus*, verglichen mit der Laboraufzucht, einen ca. 3 mal höheren Wert, nämlich 1530—1950 Grad-Tage. Nehmen wir nun an, bei den Imagines unseres zweiten Niveaus handle es sich bereits um die erste Sommergeneration, so hätten diese für ihre gesamte Entwicklung im Jahr 1969 im Wohlensee ca. 675 Grad-Tage zur Verfügung gehabt. Verglichen mit dem von SOKOLOWA ermittelten Freiland-Wert, erscheint diese Interpretation zumindest äusserst unwahrscheinlich. Es ist sicher eher zutreffend, auch die Mücken des zweiten Niveaus als Überwinterungstiere zu betrachten. Sie müssten dann als jüngere Larven überwintert haben. Woher kommt aber die deutliche Stufe innerhalb dieser einen Generation? Man könnte sich beispielsweise vorstellen, dass sich bei den Larven irgendwann eine Art „Kälteschwelle“ befindet, z.B. bei der Häutung vom zweiten zum dritten Stadium. Larven, welche beim Absinken der Temperatur im Spätherbst diese Schwelle noch nicht erreicht hätten, würden sich im Laufe des Winters höchstens bis dorthin weiterentwickeln, während die sich bereits jenseits der Schwelle befindlichen Larven ihre Entwicklung langsam bis ins vierte Stadium fortsetzen würden. Bei Erwärmung des Wassers im Frühjahr fänden wir demnach zwei Kategorien von Larven vor, der Winter hätte eine Aufteilung in zwei Gruppen mit einer Synchronisation innerhalb dieser Gruppen bewirkt. Die grossen Larven könnten ihre Entwicklung rasch vollenden und als grosse Imagines bald schlüpfen (1. Niveau), die kleinen durchliefen in dem nun wärmeren Wasser noch einen bedeutenden Teil ihrer Entwicklung und schlüpften als etwas kleinere Imagines zu einem späteren Zeitpunkt (2. Niveau).

Eine zum selben Ergebnis führende Denkmöglichkeit wäre, eine Kälteselektion mittelgrosser Larven anzunehmen. Es würden wiederum zwei Klassen von Larven resultieren.

Die einfachste Art, diese vorläufig vollständig spekulativen Interpretationen zu überprüfen, das Sammeln und Auszählen der im See zu verschiedenen Jahreszeiten vorhandenen Larvenstadien, ist leider im Wohlensee nicht durchführbar, da ausser *Chironomus plumosus* noch andere grosse Chironomiden vorkommen. Sehr junge Larven werden beim Auswaschen des Schlammes meist beschädigt

und lassen sich dann nicht mehr so weit aufziehen, bis sie cytologisch bestimmt werden können.

Weniger Schwierigkeiten bietet die Interpretation des dritten Niveaus, das in beiden Jahren nach dem 20. Juli beginnt. Diese Imagines dürfen wir mit einiger Sicherheit als Nachkommen der Frühlingsmücken (1. Niveau) betrachten. Ende Juli würde demnach am Wohlensee die erste Sommergeneration beginnen. Ermitteln wir die Summe der Grad-Tage, welche die ersten Mücken der Sommergeneration bis zur Metamorphose brauchten, so kommen wir für 1969 auf rund 1280 Grad-Tage. Dieser Wert ist beträchtlich kleiner als der von SOKOLOWA gefundene. Hingegen kann man aus den Angaben von HILSENHOFF (1966) für die ersten Imagines der Sommergeneration des Lake Winnebago in Wisconsin 950 Grad-Tage errechnen. Da es sich um verschiedene Gewässer und ganz andere Populationen handelt, darf diesen Unterschieden sicher nicht zuviel Bedeutung beigemessen werden. Unser Wert von 1280 Grad-Tagen scheint uns mit der vorgelegten Deutung vereinbar zu sein.

Wenn wir die Mücken des sich nicht überall abzeichnenden vierten Niveaus als Nachkommen derjenigen des zweiten betrachten, errechnen wir für deren Entwicklung 1220 Grad-Tage, eine ähnliche Zahl wie bei den Tieren des dritten Niveaus. Wir haben hier wohl ganz einfach die Fortsetzung der Sommergeneration vor uns. Ob der Abfall der Wassertemperatur von etwa 20° auf 16° C in der zweiten Augusthälfte allein den 1969 besonders bei den Schwarmmücken festgestellten Grössenanstieg hervorzurufen vermag, kann nicht entschieden werden. Wäre dies der Fall, müsste man den wesentlichen Temperatureinfluss auf die Imaginalgrösse ganz am Ende der Larvenzeit annehmen. Sicher spielen aber noch andere, sich im Jahresverlauf ändernde Gegebenheiten mit.

Von den Larven aus den Gelegen der Weibchen des dritten und des vierten Niveaus dürften die meisten überwintern. Für sie erhalten wir ca. 1930 bzw. 2050 Grad-Tage bis zur Metamorphose. Ob allenfalls einige wenige Mücken einer zweiten Sommergeneration im Spätherbst noch zu schlüpfen vermögen, müsste erst abgeklärt werden. Nach unseren Beobachtungen von laichenden Weibchen dürfte dies eher für *Ch. nuditarsis* zutreffen. Diese Art ist zu jener Zeit stärker vertreten als *Ch. plumosus* und weist im Labor auch eine etwas kürzere Entwicklungsdauer auf.

SCHLÜPFHÄUFIGKEITEN

Die Annahme zweier Generationen für die *Plumosus*-Population des Wohlensees lässt sich mit den jahreszeitlichen Schlüpfhäufigkeiten in den verschiedenen Reusen gut vereinbaren (Abb. 8). Von den Schlüpfdiagrammen allein hätte man ohne Grössenmessungen jedoch kaum auf die Generationenzahl zu schliessen gewagt.

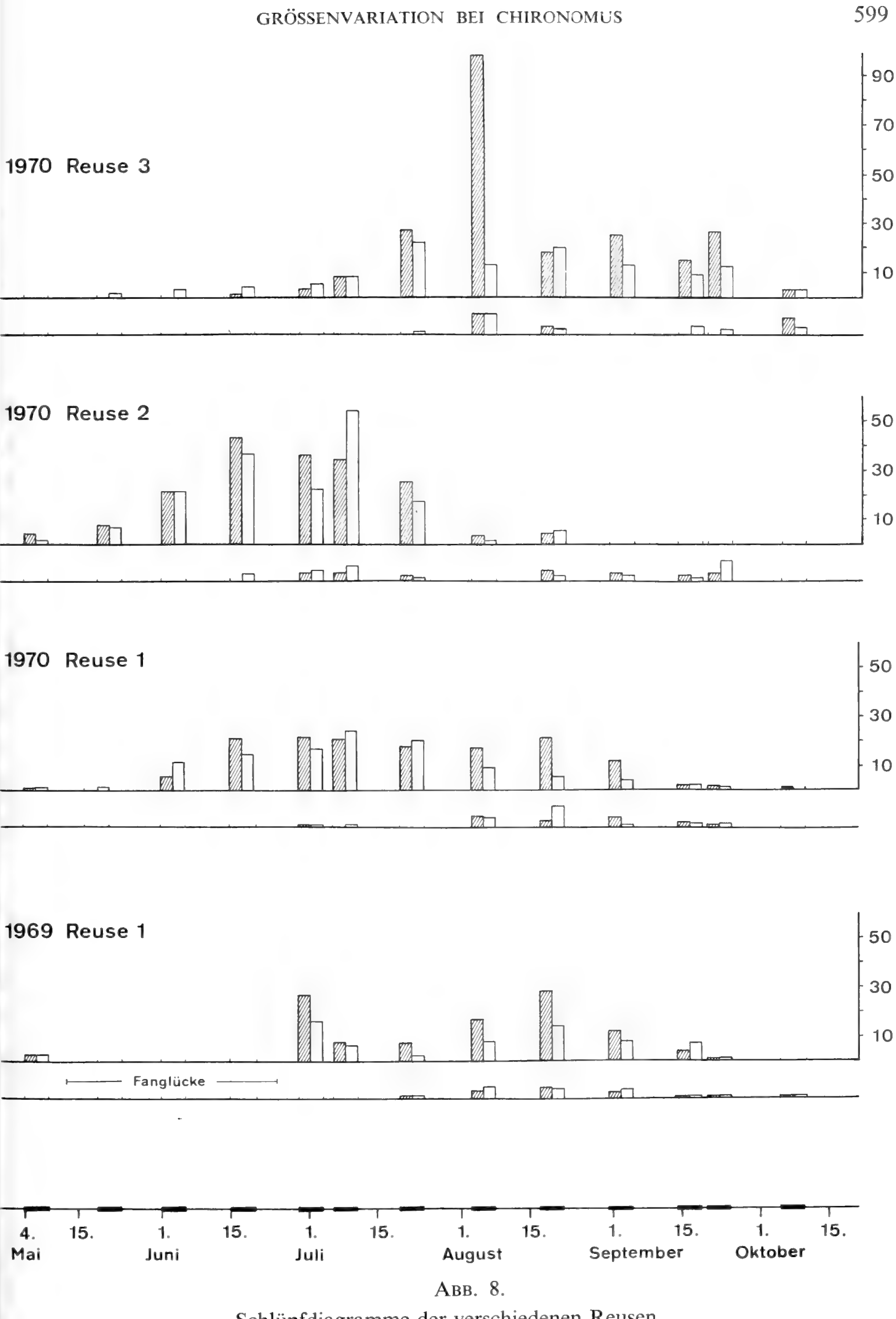


ABB. 8.

Schlüpfdiagramme der verschiedenen Reusen.
Die Säulen entsprechen der Individuensumme über 5 Fangtage (auf der Abszisse markiert) pro m² Seegrund.
schraffiert = ♂ leer = ♀
untere Linie: von Mermis parasitierte Imagines (gleicher Massstab).

1970 wurden jeweils an 5 aufeinanderfolgenden Tagen die Imagines abgesammelt, darauf folgte eine Fangpause von meist 9 Tagen. 1969 war, abgesehen von einer durch äussere Umstände bedingten Fanglücke (Verstopfung durch Fischlaich), über den ganzen Sommer durchgehend gefangen worden. Das recht grosse Material wurde, um es optisch mit dem andern Jahr vergleichbar zu machen, auf jeweils 5 Tage umgerechnet. Die unterste Darstellung beruht also, verglichen mit den oberen, auf einem viel grösseren Material und hat daher eine geringere Streuung. In Reuse 1 erkennen wir 1969 ziemlich deutlich zwei Schlüpfmaxima. Das sie trennende Minimum liegt gerade dort, wo wir die zweite Grössenstufe gefunden haben, Ende Juli. Der erste breite Gipfel entspricht demnach der Wintergeneration, der zweite der Sommergeneration. Weniger klar zeigen sich die Verhältnisse 1970, was zum Teil auf dem kleineren Material beruhen mag. Wir beobachten über den ganzen Sommer eine mehr oder weniger gleichbleibende Schlüpfhäufigkeit. Bei Reuse 2 hingegen scheint nur die Wintergeneration vorhanden gewesen zu sein, bei Reuse 3 fast nur die Sommergeneration, dies wurde ja auch bei der Darstellung der Flügellängen ersichtlich (vgl. Abb. 4 und 5).

In Abb. 8 sind für jede Reuse auf der unteren Linie die von Mermis parasitierten Mücken gesondert aufgezeichnet. Nach WÜLKER (1961) metamorphosieren parasitierte Larven, verglichen mit normalen, verspätet. Dies scheint sich hier zu bestätigen, denn befallene Imagines treten erst im Juli häufiger auf.

Es soll noch kurz darauf hingewiesen werden, dass das Verhältnis der Geschlechter bei den Reusen-Mücken, über die ganze Fangzeit berechnet, in drei Fällen statistisch gesichert von 1:1 abweicht. Ausgenommen bei Reuse 2 stellen wir bei den normalen Mücken ein starkes Überwiegen der Männchen fest (Tab. 2). Für diese Erscheinung fehlt uns eine Interpretation. Bei den parasitierten Imagines ist das Geschlechterverhältnis überall ausgewogen.

TABELLE 2.

Verhältnis der Geschlechter.

		normale Mücken				von Mermis parasitiert			
		♂	♀	Σ	Sign.	♂	♀	Σ	Sign.
Reuse 1	1969	635	427	1062	**	79	98	177	—
Reuse 1	1970	280	226	506	*	30	36	66	—
Reuse 2	1970	173	165	338	—	21	27	48	—
Reuse 3	1970	230	116	346	**	18	19	37	—

* bzw. ** = statistisch gesicherte Abweichung von 1: 1

In der Literatur findet man bei verschiedenen Autoren übereinstimmend die Aussage, dass bei *Ch. plumosus* in untiefem Wasser zwei Generationen pro Jahr schlüpfen (BORUTZKY 1939, BRUNDIN 1949, PALMÉN und LEENA 1966, HILSENHOFF 1966, REISS 1968). In den meisten Fällen werden zwei deutlich voneinander getrennte Schlüpfmaxima festgestellt, welche in der zeitlichen Lage unserem ersten und dritten Grössenniveau entsprechen (BORUTZKY, BRUNDIN, HILSENHOFF). Besonders ausführlich schildert HILSENHOFF die Verhältnisse am Lake Winnebago. Er gibt für eine 7-jährige Untersuchungszeit die zweite Maiwoche als mittleren Beginn der ersten Schlüpfperiode an, die Sommergeneration dauert dort von der letzten Woche Juli bis Anfang September. Im Winter fand HILSENHOFF fast ausschliesslich Larven des 4. Stadiums, ganz selten einzelne des dritten. Dies deutet ebenfalls auf ein Fehlen unseres zweiten und vierten Niveaus hin. Demgegenüber gibt REISS (1968) von einer Stelle des Bodensees Schlüpfdiagramme aus 1,5 und 5 m Tiefe mit je einem Schlüpfmaximum im Juni und Ende August bis September. Dort schlüpfen anscheinend fast nur die Mücken unseres zweiten und vierten Niveaus.

Leider fehlen uns weitgehend Angaben über die Temperaturverhältnisse an den betreffenden Fangstellen. Es liegt uns jedoch daran, auf diese Unterschiede hinzuweisen, obwohl wir vorläufig noch keine Erklärung dafür geben können.

ZUSAMMENFASSUNG

In zwei Jahren wurden Messungen der Flügellänge an Freiland-Imagines von *Chironomus plumosus* ausgeführt. Das Material stammt aus Schlüpffallen und von Netzfängen schwärmender Mücken. Eine stufenweise Abnahme der Grösse führt in beiden Geschlechtern im Laufe des Sommer zu drei relativ einheitlichen Grössenniveaus. Ein sich nicht überall abzeichnendes viertes Niveau im Herbst liegt wieder etwas höher. Die jahreszeitliche Schlüpfverteilung und das Auftreten der Grössenstufen werden dahin gedeutet, dass die Flachwasser-Population des Wohlensees in zwei Generationen auftritt. Die überwinterten Larven schlüpfen Ende April bis Ende Juli. Diese Wintergeneration umfasst die beiden ersten Grössenniveaus. Die um 10—15% kleineren Imagines der Sommergeneration schlüpfen vor allem im August und September.

RÉSUMÉ

Durant deux ans on a mesuré la longueur des ailes des *Chironomus plumosus* imago vivant en plein air. Le matériel est constitué de moustiques piégés au moment de l'éclosion et d'autres pris d'un essaim avec un filet. Une diminution

graduelle de la taille conduit, pour les deux sexes, à trois niveaux de grandeurs relativement uniformes dans le courant de l'été. Un quatrième niveau en automne, qui ne se manifeste pas partout, est un peu plus élevé. La répartition saisonnière de l'éclosion et l'apparition des degrés de grandeur s'expliquent par le fait que la population des eaux basses du Wohlensee près de Berne se compose de deux générations. Les larves hivernées émergent de fin avril à fin juillet. Cette génération comprend les deux premiers niveaux de grandeur. Les imago de la génération d'été, plus petites de 10 à 15%, sont prises durant les mois d'août et de septembre.

Summary

During two years measurements of the winglength have been carried out on adults of *Chironomus plumosus*. The material originates from emergence traps and from net-trappings of swarming mosquitos. A gradual decline of the size leads in both sexes to three relatively uniform levels of size during the summer. In autumn a fourth slightly higher level is observed in some places. The seasonal fluctuations of adults and the apparition of the grades of size can be explained in this way, that the shallow-water population of the Wohlensee near Berne develops in two generations. Hibernated larvae emerge at the end of April until end of July. This generation extends to the two first levels of size, The 10 to 15% smaller specimens of the second generation emerge particularly in August and September.

LITERATUR

BORUTZKY, E. W. 1939. *Dynamics of the total benthic Biomass in the Profundal of Lake Beloje* (russisch mit deutscher Zusammenfassung). Arb. Limnol. Stat. Kossino 22: 196—218. cit. BRUNDIN 1949.

BRUNDIN, L. 1949. *Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen.* Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 36: 1—914.

FISCHER, J. 1969. *Zur Forpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suisse Zool. 76: 23—55.

HILSENHOFF, W. L. 1966. *The Biology of Chironomus plumosus (Diptera: Chironomidae) in Lake Winnebago, Wisconsin.* Ann. Ent. Soc. Amer. 59: 465—473.

KONSTANTINOV, A. S. 1958. cit. SOKOLOWA 1968.

MORGAN, N. C., WADDEL, A. B. and W. B. HALL, 1963. *A comparison of the catches of emerging aquatic insects in floating box and submerged funnel traps.* J. Anim. Ecol. 32: 203—219.

MUNDIE, J. H. 1956. *Emergence traps for aquatic insects.* Mitt. Int. Ver. Limnol. 7: 1—13.

— 1957. *The ecology of Chironomidae in storage reservoirs.* Trans. R. Ent. Soc. London 109: 149—232.

PALMÉN, E. 1962. *Studies on the ecology and phenology of the Chironomids of the Northern Baltic.* 1. *Allochironomus crassiforceps* K. Ann. Ent. Fenn. 28: 137—168.

PALMÉN, E. and A. LEENA. 1966. *Studies on the ecology and phenology of the Chironomidae (Dipt.) of the Northern Baltic. 2. Camptochironomus Kieff. and Chironomus Meig.* Ann. Zool. Fenn. 3: 217—244.

REISS, F. 1968. *Oekologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees.* Arch. Hydrobiol. 64: 176—323.

RÖMER, F. und S. ROSIN. 1971. *Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schwärmzeit von Chironomus plumosus L. im Jahresverlauf.* Rev. suisse Zool. 78 (im Druck).

SCHLEE, D. 1966. *Präparation und Ermittlung von Messwerten an Chironomiden (Diptera).* Gewässer und Abwässer 41/42: 169—193.

SOKOLOWA, N. Ju. 1968. *Ueber die Oekologie der Chironomiden im Utscha-Stausee.* Ann. Zool. Fenn. 5: 139—143.

STRENZKE, K. 1959. *Revision der Gattung Chironomus Meig.* Arch. Hydrobiol. 56: 1—42.

WÜLKER, W. 1961. *Untersuchungen über die Intersexualität bei Chironomiden.* Arch. Hydrobiol. Suppl. 25: 127—181.

Nº 24. **André Meylan.** — Chromosomes de Soricidés de Côte d'Ivoire (Mammalia, Insectivora)[1] (Avec 5 figures dans le texte)

Station fédérale de Recherches agronomiques, 1260 Nyon.

INTRODUCTION

La faune des Soricidés de Côte d'Ivoire est relativement bien connue, en particulier grâce aux travaux de HEIM DE BALSAC (1958, 1968) et de HEIM DE BALSAC et AELLEN (1958). Cependant la position taxonomique de nombreuses formes décrites d'Afrique doit être précisée, car, comme l'ont fait remarquer HEIM DE BALSAC et LAMOTTE en 1956-1957 « l'état actuel des prospections en terre africaine ne permet pas encore, dans bien des cas, d'appliquer aux espèces le critère de la distribution géographique et de la superposition des formes affines ou paraissant telles ». Certes, au cours de ces dernières années, un très riche matériel a été récolté par de nombreux mammalogistes. Il semble pourtant que si cet apport de données nouvelles a permis de mieux définir le statut de certaines espèces, il a également contribué à poser de nouveaux problèmes.

L'étude des chromosomes des mammifères permettant souvent d'apporter des compléments utiles aux critères taxonomiques classiques, il serait souhaitable

[1] Travail bénéficiant du subside nº 5263/3 du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

de pouvoir étudier systématiquement les formules chromosomiques des Soricidés africains. Ainsi, par exemple, l'analogie de caryotypes d'individus provenant de localités distinctes fournit un argument favorable au regroupement de formes que le systématicien hésite à réunir en vertu de petites différences morphologiques qui ne lui permettent pas de trancher entre termes extrêmes d'une population monospécifique et représentants de deux entités taxonomiques distinctes. Inversément, des différences fondamentales dans le nombre ou la morphologie des chromosomes — différences inconciliables avec des phénomènes de polymorphisme chromosomique intraspécifique — permettent de séparer en de bonnes espèces des formes morphologiquement très voisines.

Pour les Soricidés africains, les données cytotaxonomiques sont encore quasi inexistantes puisque la formule chromosomique d'une seule espèce propre à ce continent a été établie jusqu'à ce jour (Meylan, 1967*a*). Grâce à l'amabilité de deux chercheurs travaillant en Côte d'Ivoire, M. P. Hunkeler, directeur du Centre suisse de Recherches scientifiques, qui a bien voulu fixer le matériel sur place et M. L. Bellier du Laboratoire d'écologie des Mammifères et des Oiseaux de l'O.R.S.T.O.M. qui a contribué à fournir les animaux et les a déterminés, je puis apporter quelques résultats nouveaux. Je tiens à exprimer ma plus vive gratitude à ces scientifiques pour leur précieuse collaboration. Je remercie également Monsieur J. Hausser de son aide technique dans la préparation de ce travail.

Matériel et Méthode

Sur les 33 musaraignes capturées et fixées en Côte d'Ivoire, 28 individus appartenant à 6 espèces du genre *Crocidura* Wagler ont fourni des résultats satisfaisants. En tête de la description du caryotype de chaque espèce, j'ai reporté les origines, les nombres, les numéros et les dates de capture des sujets examinés. Vu l'importance de l'origine précise du matériel dans les études cytotaxonomiques, je mentionne ci-dessous les coordonnées des différentes localités de piégeage qui m'ont été fournies par M. P. Hunkeler:

Adiopodoumé	5° 20′ N., 4° 8′ W.
Ehania	5° 27′ N., 3° 0′ W.
Banco	5° 23′ N., 4° 3′ W.
Mopoyem	5° 17′ N., 4° 32′ W.
Komosso et Quattakora	7° 58′ N., 4° 3′ W.
Fétékro	7° 48′ N., 4° 40′ W.
Kafiné	8° 30′ N., 5° 18′ W.
Matongouine	7° 17′ N., 8° 3′ W.

La majorité des musaraignes fixées par M. P. Hunkeler a été conservée pour une étude taxonomique classique, les déterminations ayant généralement été confirmées par M. L. Bellier. Cependant, quelques spécimens ont été égarés après la fixation et leur détermination n'est alors fondée que sur les notes de terrain de M. P. Hunkeler et l'examen du caryotype. Les numéros de ces individus sont suivis d'un astérisque dans les listes de matériel.

Toutes les préparations microscopiques ont été effectuées en suivant la technique très propice aux travaux de terrain que j'ai décrite dans un précédent travail (MEYLAN, 1967*b*). Les caryotypes ont été établis presque uniquement sur la base de métaphases diploïdes observées dans des « squashes » de rate. Souvent, je n'ai reçu que deux ou trois lames par individu, aussi le nombre des bonnes cinèses analysées est parfois très faible. Lorsque, pour un individu, la morphologie des différents chromosomes n'a pas pu être précisée avec certitude, mais que seul le nombre diploïde a pu être défini, j'ai fait figurer son numéro entre parenthèses dans les listes de matériel.

Les sériations des chromosomes ont été établies sur la base de la morphologie des éléments et de leurs longueurs relatives mesurées sur des projections des photographies. Les chromosomes sexuels X ont pu être facilement reconnus. Par contre, chez plusieurs espèces, le choix de l'Y est arbitraire, celui-ci étant acrocentrique comme de nombreux autosomes. Les caryogrammes présentés dans ce travail ont été préparés par découpage de photographies dont le grossissement est de 2500×. Dans ces caryogrammes, les autosomes sont disposés en deux groupes, le premier comprenant les éléments présentant deux bras nettement distincts, le second, les acrocentriques. Dans chaque groupe, les paires ont été placées selon l'ordre décroissant des longueurs.

RÉSULTATS

Crocidura bottegi eburnea Heim de Balsac

Matériel: Adiopodoupé 2 ♂♂: C 852/30.7.68 et C 1353/2.12.69; Ehania 1 ♀ C 936/9.1.69.

Observations: Bien que trois spécimens seulement de cette petite espèce du genre *Crocidura* aient été fixés, d'excellentes métaphases diploïdes ont pu être analysées. Tous ces individus sont caractérisés par un nombre diploïde (2N) égal à 40.

Dans le caryogramme de la figure 1, 9 paires d'autosomes montrant deux bras bien distincts ont été placées en tête de sériation. Quatre d'entre elles sont formées d'éléments méta- ou submétacentriques. Le second groupe comprend

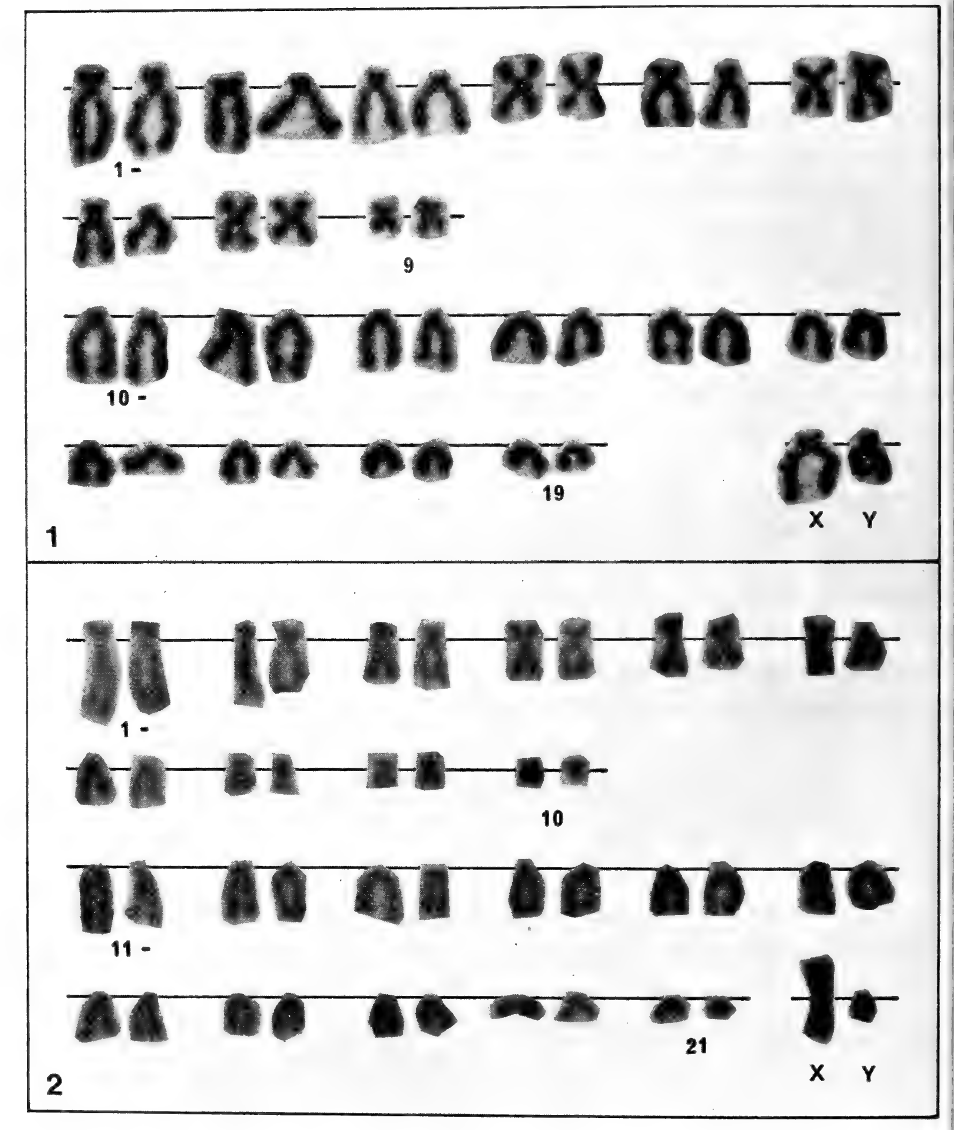


FIG. 1.
Caryogramme de *Crocidura bottegi eburnea* ♂, C 1353.

FIG. 2.
Caryogramme de *Crocidura jouvenetae ebriensis* ♂, C 961.

10 couples d'autosomes acrocentriques dont plusieurs présentent un petit bras punctiforme. La morphologie des éléments caractérisés par un bras court dont les deux chromatides sont visibles et de ceux dont elles ne forment plus qu'un

point n'est pas toujours facile à définir, même dans les métaphases où les chromosomes sont bien fixés et uniformément contractés. Ainsi chez cette espèce, la paire 10 se situe à la limite de ces deux catégories d'éléments.

Le chromosome sexuel X est fortement submétacentrique, mais distinct par la longueur de son bras court des autosomes des paires 2 et 3. Dans les caryotypes des mâles, un seul acrocentrique de taille moyenne montre un petit bras court; il a été choisi comme Y. Le nombre fondamental (NF) ou nombre de bras chromosomiques comptés dans la formule de la femelle est égal à 60 pour cette espèce.

Crocidura jouvenetae ebriensis Heim de Balsac et Aellen

Matériel: Adiopodoumé 3 ♂♂ et 1 ♀: C 830*/6.7.68, (C 840/20.7.68), C 1405/24.2.70 et C 1238/21.8.69; Ehania 1 ♂: C 961/10.1.69.

Observations: Sur les 5 individus examinés, 4 ont permis une analyse précise du caryotype et une sériation des éléments. Pour le cinquième, seul le nombre diploïde a pu être déterminé ainsi que la morphologie des plus grands éléments. Le nombre chromosomique est constant et égal à 44.

La figure 2 donne le caryogramme de cette espèce. Dix couples autosomiques sont caractérisés par un centromère intercalaire et ils se distinguent les uns des autres par leur morphologie et leurs longueurs relatives. Les 22 autosomes restants sont acrocentriques et forment une série d'éléments dont la longueur décroit régulièrement. Le chromosome sexuel X est le seul grand métacentrique. L'Y a été choisi au hasard parmi les plus petits éléments. Le NF de cette espèce est 66.

Crocidura poensis pamella Dollman

Matériel: Adiopodoumé 4 ♂♂ et 3 ♀♀: C 853/30.7.68, C 1021*/21.2.69, C 1227/6.8.69, C 1239/21.8.69, C 841/20.7.68, C 1018/20.2.69 et (C 1360/3.12.69); Banco 1 ♂: C 1012/14.2.69.

Observations: Un seul des 8 individus étudiés n'a pas permis une analyse détaillée du caryotype, mais chez tous 2N est égal à 52.

Lors de l'examen des cinèses diploïdes, on est immédiatement frappé par la nature des chromosomes sexuels X. Ceux-ci sont métacentriques et nettement plus grands que tous les autres éléments du caryotype. Dans les meilleures métaphases, telles que celle qui a été utilisée pour établir le caryogramme de la figure 3, la région centromérique des hétéchromosomes X est allongée et marquée par une double constriction. Parmi les 50 autosomes, 10 présentent des petits bras courts et 6 sont de petite taille, méta- ou submétacentriques. Tous les autres

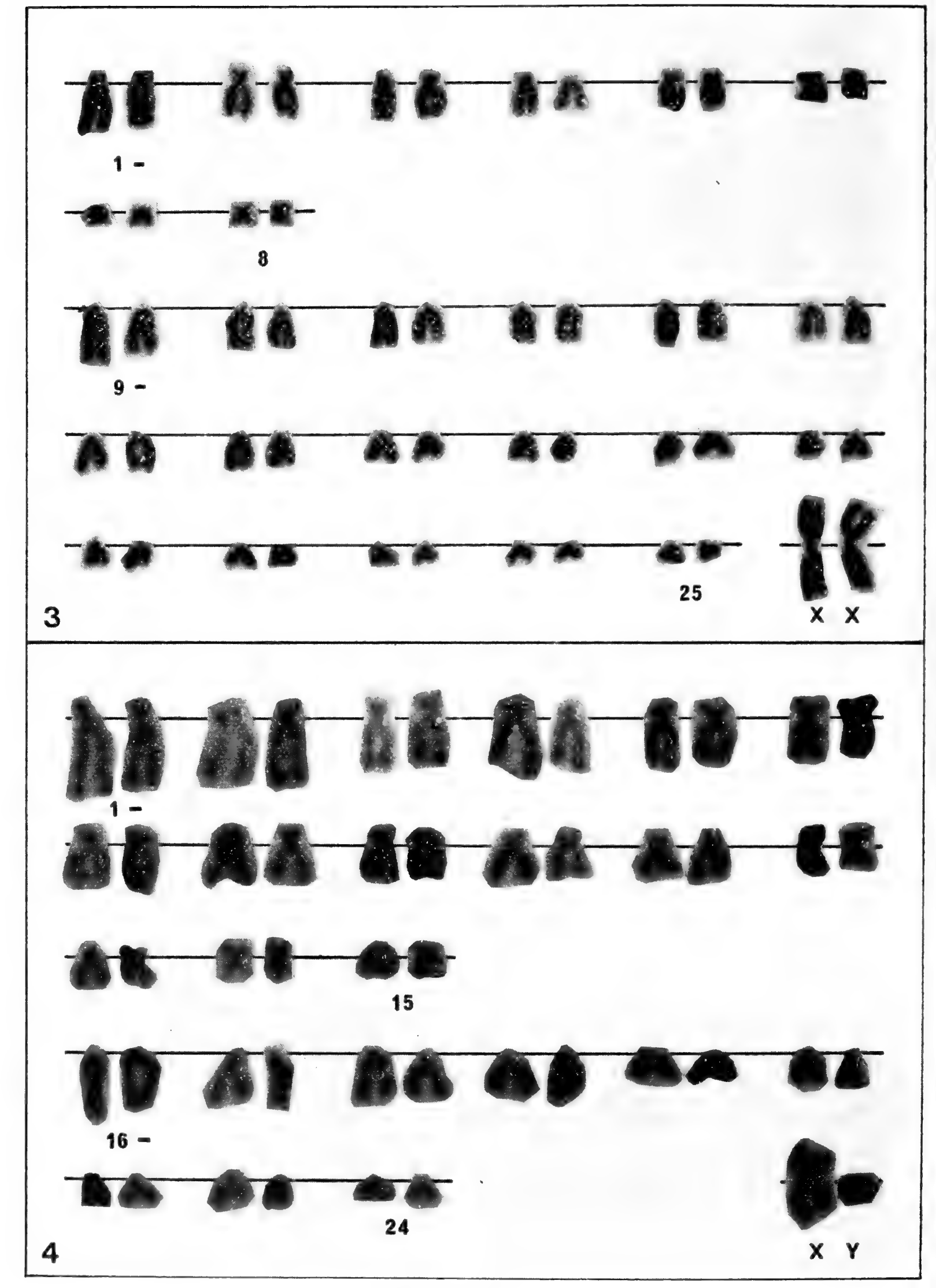


Fig. 3.
Caryogramme de *Crocidura poensis pamella* ♀, C 841.

Fig. 4.
Caryogramme de *Crocidura theresae* ♂, C 1115.

autosomes sont acrocentriques et caractérisés par des longueurs régulièrement décroissantes. Le NF est 70.

Si pour les meilleures métaphases, on calcule le pourcentage de la longueur de l'X par rapport au total des longueurs de N autosomes, celui-ci dépasse 12% chez cette espèce alors qu'il est compris entre 7 et 8% pour les autres *Crocidura* dont un caryotype est présenté dans ce travail. Selon les conclusions de OHNO et *al.* (1964), le chromosome sexuel X de *C. poensis pamella* doit être considéré de type « duplicate ». Malheureusement, il ne m'a pas été possible de définir avec certitude l'hétérochromosome Y. D'après les mensurations effectuées, il semble que ce soit un élément acrocentrique de grande taille, mais ce n'est que l'examen d'un plus riche matériel, l'analyse de figures méïotiques et des marquages autoradiographiques qui permettront de connaître avec précision sa nature et son origine. En l'absence de données plus précises, deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce complexe sexuel: soit l'X a subi une duplication, soit une paire autosomique a été transloquée sur des hétérochromosomes primitifs. Une étude comparable à celle conduite par RAO et *al.* (1970) sur une autre musaraigne d'un genre voisin, *Suncus murinus*, serait souhaitable.

Crocidura theresae Heim de Balsac

Matériel: Mopoyem 2 ♂♂ et 1 ♀: C 1256/10.9.69, (C 1257/10.9.69) et C 1213/11.7.69; Komosso 1 ♂: C 1125*/6.3.69; Quattakora 1 ♂: C 1115*/6.3.69 et Kafiné 1 ♀: C 1411*/25.3.70.

Observations : Cette espèce n'a été séparée de *C. poensis* Fraser qu'en 1968 par HEIM DE BALSAC. Elle s'en distingue par des caractères morphologiques qui ne sont pas toujours évidents. L'analyse du caryotype de 6 sujets montre que le critère formule chromosomique est peut-être encore plus sûr que tous les autres.

Si le nombre diploïde de 50 caractérisant *C. theresae* n'est inférieur que de deux unités à celui de *C. poensis*, la morphologie des chromosomes est par contre entièrement différente comme l'illustre le caryogramme de la figure 4. Quinze couples autosomiques sont composés d'éléments dotés de deux bras distincts, les paires 12, 14 et 15 étant formées de métacentriques. Les 18 autosomes restants sont acrocentriques et ont été appariés en tenant compte de leur longueur. Le chromosome sexuel X est un métacentrique de grande taille et l'Y a été choisi arbitrairement parmi les plus petits éléments. Le NF est égal à 82.

Dans ses conclusions sur les caractères morphologiques de *C. theresae*, HEIM DE BALSAC (1968) écrit: « en Afrique, il en est du tandem *poensis-theresae* comme en Europe du tandem *russula-leucodon* ». Il est intéressant de noter que les deux espèces européennes sont également plus facilement identifiables par

leurs formules chromosomiques (MEYLAN, 1966) que par leurs caractères morphologiques et plus particulièrement crâniens et dentaires.

Crocidura occidentalis spurelli Thomas

Matériel: Adiopodoumé 2 ♂♂: C 829*/6.7.68 et C 833/11.7.68; Fétékro 1 ♀: (C 1044/3.3.69); Matongouine 1 ♂ et 1 ♀: (C 1505/14.3.69) et C 1506/14.3.69.

Observations: Le groupe des musaraignes auquel appartient *C. occidentalis* Pucheran a fait l'objet d'une revision en 1966 par HEIM DE BALSAC et BARLOY et pour ces auteurs, la sous-espèce *C. occidentalis spurelli* est très proche de *C. occidentalis cara* Dollman. J'ai déjà eu l'occasion d'établir la formule chromosomique d'une autre sous-espèce, *C. occidentalis kivu* Osgood, provenant de République démocratique du Congo (MEYLAN, 1967*a*).

Chez les 5 individus de la sous-espèce ivoirienne, j'ai retrouvé le même nombre diploïde de 50 observé précédemment chez la sous-espèce congolaise, nombre qui se trouve confirmé par l'examen d'une métaphase I dotée de 25 bivalents. Malheureusement, la mauvaise qualité de ce nouveau matériel ne m'a permis d'effectuer de bonnes sériations que pour trois métaphases provenant de sujets différents. Chaque fois, j'ai noté un caryotype identique à celui illustré par les figures 3 et 4 de mon travail de 1967, soit 2 paires d'autosomes avec petits bras courts, 4 couples méta- ou submétacentriques et 26 éléments acrocentriques. Le chromosome sexuel X est de grande taille, légèrement submétacentrique et l'Y, un petit acrocentrique. Le NF est de 64.

L'identité des caryotypes observés chez des *C. occidentalis* de régions éloignées d'Afrique semble confirmer l'unité spécifique de cette musaraigne ayant la plus grande aire de distribution sur ce continent.

Crocidura lamottei Heim de Balsac

Matériel: Kafiné 1 ♂: C 1409/23.3.70.

Observations: Un seul individu de cette espèce nouvellement décrite par HEIM DE BALSAC (1968) a été fixé et analysé. Les métaphases diploïdes peu nombreuses ont cependant permis de dénombrer 52 chromosomes et de dresser le caryogramme de la figure 5.

La formule chromosomique de *C. lamottei* comprend 2 couples autosomiques subacrocentriques, 5 paires de méta- ou submétacentriques de petite taille et 36 éléments acrocentriques qui ont été appariés en fonction de leur longueur. Le chromosome sexuel X est un grand élément faiblement submétacentrique,

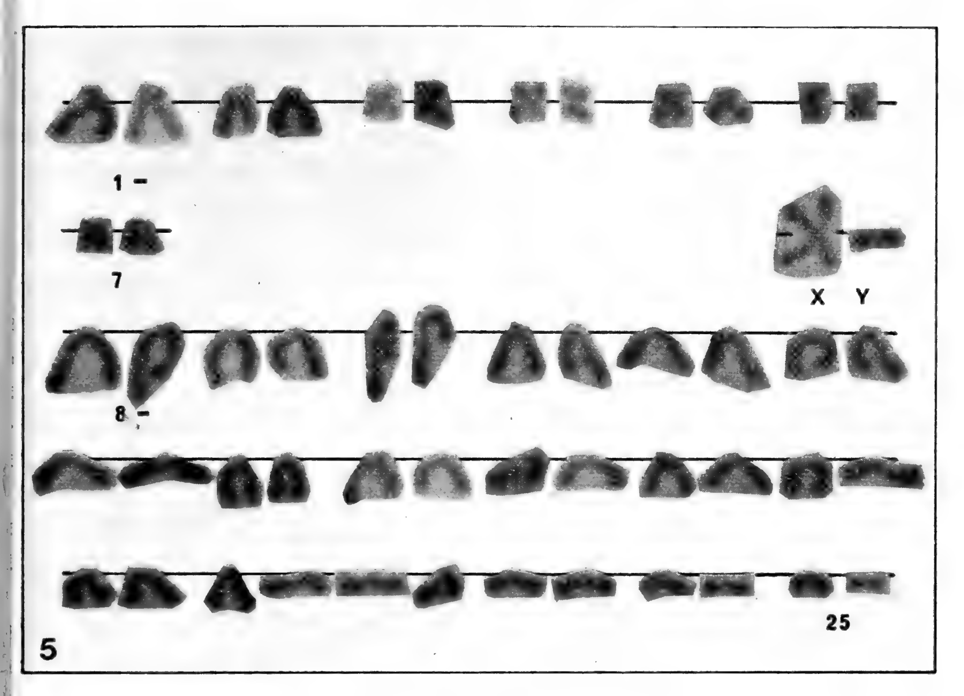


FIG. 5.
Caryogramme de *Crocidura lamottei* ♂, C 1409.

facilement identifiable. L'Y a été choisi arbitrairement parmi les plus petits acrocentriques. Le NF de cette espèce est de 68.

Le caryotype de *C. lamottei* peut être comparé à celui de *C. occidentalis*. Les différents couples autosomiques ont des caractéristiques très voisines et s'ordonnent de la même manière. *C. lamottei* possède simplement une paire de petits autosomes submétacentrique supplémentaire. L'hétérochromosome X a le même aspect chez les deux espèces. Un plus riche matériel serait cependant nécessaire pour une comparaison détaillée des chromosomes de ces deux espèces.

CONCLUSION

En 1956-1957, HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, dans leur étude sur l'évolution et la phylogénie des Soricidés africains, soulignent que le type *Crocidura* est fixé depuis le Miocène et que « depuis ces époques reculées il n'est survenu, au sein des différentes lignées, que des modifications de détail, aboutissant à la formation d'espèces vraies nombreuses, mais morphologiquement peu différenciées ». L'étude cytotaxonomique d'un premier échantillon de six espèces de *Crocidura*

africaines montre l'aide que peut apporter le caractère formule chromosomique dans la détermination des Soricidés africains. Toutes les espèces analysées sont caractérisées par un caryotype original. Les données cytologiques confirment en particulier les vues de HEIM DE BALSAC qui, en 1968, a décrit les espèces *C. theresae* et *C. lamottei*, les distinguant de formes avec lesquelles elles avaient été jusqu'alors confondues. Enfin, les caryotypes observés sont si différents qu'il est impossible dans l'état actuel de nos connaissances d'établir des relations chromosomiques simples entre les diverses espèces étudiées, sauf peut-être entre *C. occidentalis* et *C. lamottei*. Si l'évolution des *Crocidura* africaines n'a conduit qu'à de très faibles différences morphologiques, elle a par contre été marquée par d'importants réarrangements chromosomiques.

RÉSUMÉ

Les caryotypes de six espèces de musaraignes du genre *Crocidura* provenant de Côte d'Ivoire sont décrits. Les nombres diploïdes et fondamentaux sont respectivement pour *C. bottegi eburnea* 40/60, *C. jouvenetae ebriensis* 44/66, *C. poensis pamella* 52/70, *C. theresae* 50/82, *C. occidentalis spurelli* 50/64 et *C. lamottei* 52/68. D'importantes différences de formules chromosomiques séparent des espèces souvent très voisines morphologiquement.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Karyotypen von sechs Arten von Spitzmäusen der Gattung *Crocidura* von der Elfenbeinküste werden beschrieben. Die diploiden und Grundzahlen sind für *C. bottegi eburnea* 40/60, *C. jouvenetae ebriensis* 44/66, *C. poensis pamella* 52/70, *C. theresae* 50/82, *C. occidentalis spurelli* 50/64 und *C. lamottei* 52/68. Bedeutende Unterschiede in der Chromosomenformel trennen Arten die häufig morphologisch sehr benachbart sind.

SUMMARY

The karyotypes of six species of shrews from Ivory Coast belonging to the genus *Crocidura* are described. The diploid and fundamental numbers are respectively found in *C. bottegi eburnea* 40/60, *C. jouvenetae ebriensis* 44/66, *C. poensis pamella* 52/70, *C. theresae* 50/82, *C. occidentalis spurelli* 50/64 and *C. lamottei* 52/68. Important differences of chromosomal complements distinguish species which are often morphologically very close.

BIBLIOGRAPHIE

HEIM DE BALSAC, H. 1958. *La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XIV. Mammifères Insectivores.* Mém. Inst. Fr. Afr. Noire 53: 301-337.

— 1968. *Recherches sur la faune des Soricidae de l'Ouest africain (du Ghana au Sénégal).* Mammalia 32: 379-418.

— et V. AELLEN. 1958. *Les Soricidae de basse Côte-d'Ivoire.* Rev. suisse Zool. 65: 921-956.

— et J.-J. BARLOY. 1966. *Revision des Crocidures du groupe flavescens — occidentalis — manni.* Mammalia 30: 601-633.

— et M. LAMOTTE. 1956-1957. *Evolution et phylogénie des Soricidés africains.* Mammalia 20: 140-167 et 21: 15-49.

MEYLAN, A. 1966. *Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.).* Rev. suisse Zool. 73: 548-558.

— 1967*a*. *La formule chromosomique de Crocidura occidentalis kivu Osgood (Mammalia-Insectivora).* Rev. suisse Zool. 74: 685-691.

— 1967*b*. *Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez Blarina brevicauda (Say) (Mammalia-Insectivora).* Can. J. Zool. 45: 1119-1127.

OHNO, S., W. BEÇAK et M. L. BEÇAK. 1964. *X-autosome ratio and the behavior pattern of individual X-chromosomes in placental mammals.* Chromosoma 15: 14-30.

RAO, S. R. V., V. K. SHARMA et V. C. SHAH. 1970. *DNA synthesis in duplicate-type sex chromosomes of the Indian house shrew, Suncus murinus (Insectivora).* Cytogenetics 9: 384-395.

N° 25. **F. Privat** et **C. Delétraz.** — Analyse du comportement agressif de *Tilapia rendalli*. Etude préliminaire.

(Avec 5 figures dans le texte)

Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées — Université de Genève.

INTRODUCTION

Le milieu dans lequel se trouve un animal influence son comportement par divers facteurs. Ceux-ci peuvent être de nature spécifique, comme les stimuli déclancheurs qui permettent l'actualisation d'une motivation, (TINBERGEN 1948 et HEILIGENBERG 1964), ou, comme c'est le cas dans nos travaux, de nature non spécifique, se présentant comme des facteurs constamment présents et de nature physique.

Dans quelle mesure ces derniers influencent-ils le comportement agressif?... c'est ce que nous désirons mettre en évidence.

Matériel et méthodes

Nous avons utilisé un bac de 200 litres d'eau constamment renouvelée par une circulation à faible débit, maintenue à 18° C, dans lequel se trouvait une population de 6 *Tilapia rendalli* juvéniles de 6 mois (25,5 g en moyenne).

L'éclairement de l'aquarium est dû à 4 tubes néons de 40 watts chacun, placés à 35 cm au-dessus de la surface de l'eau. L'intensité de l'éclairage est le paramètre que nous faisons varier par période de 20 jours, les manifestations agressives observées durant cette période constituent les variables dépendantes; elles sont notées selon un code chiffré.

Durant 5 minutes, entre 8 h. et 10 h. le matin et entre 15 h. et 16 h. l'après-midi, les manifestations agressives sont notées: en ce qui concerne les attaques... 1 pour « mouvement d'intention », 2 pour « mouvement d'approche », 3 pour « bousculade », 4 pour « morsure ».

Pour les réponses du congénère à ces attaques... 1 pour « étalement des nageoires », 2 pour « inclinaison latérale », 3 pour « ondulation caudale », 4 pour « fuite », 5 pour « position d'infériorité ».

Par la combinaison de ces deux valeurs, on peut noter rapidement le type d'attaque et le genre de réponse de la victime. (1/1, 1/2, 4/5 ... etc. ...).

Résultats

A. *Nombre total des manifestations agressives suivant l'intensité de l'éclairement.*

Pour 40 watts . . . . . 148 attaques
Pour 80 watts . . . . . 137 attaques
Pour 120 watts . . . . . 120 attaques
Pour 160 watts . . . . . 160 attaques

B. *Types d'attaques.*

1) OBSERVATIONS

Luminosité	40 watts	80 watts	120 watts	160 watts
	(en %)	(en %)	(en %)	(en %)
Mouvement d'intention . .	18,24	11,68	9,17	2,56
Mouvement d'approche . .	33,78	40,88	44,17	44,17
Bousculade	33,11	32,85	32,50	26,28
Morsure	14,86	14,17	14,17	16,67

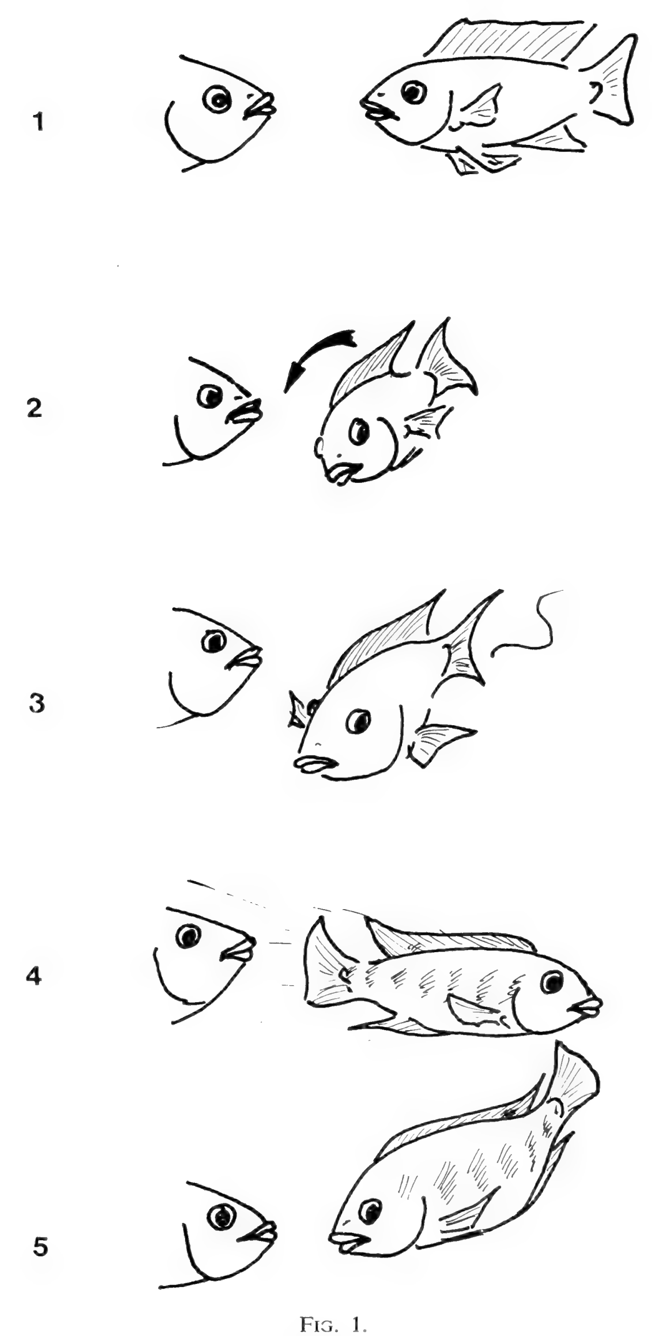


FIG. 1.

Types de réaction aux attaques d'un congénère:
1. Etalement des nageoires, 2. Inclinaison latérale,
3. Ondulation caudale, 4. Fuite, 5. Position d'infériorité.

2) ANALYSE DES OBSERVATIONS

Les mouvements d'intention baissent de fréquence avec l'augmentation de la luminosité, l'inverse se produit pour les mouvements d'approche.

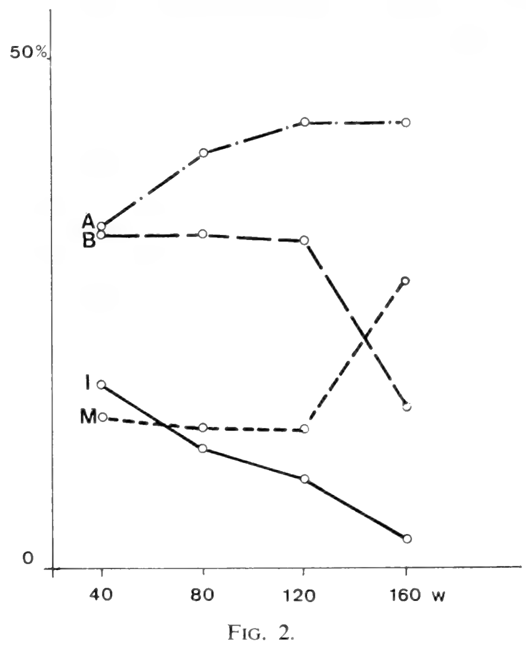


FIG. 2.
Fréquences des différentes manifestations agressives:
A. = Approche, B. = Bousculade,
I. = Intention, M. = Morsure.

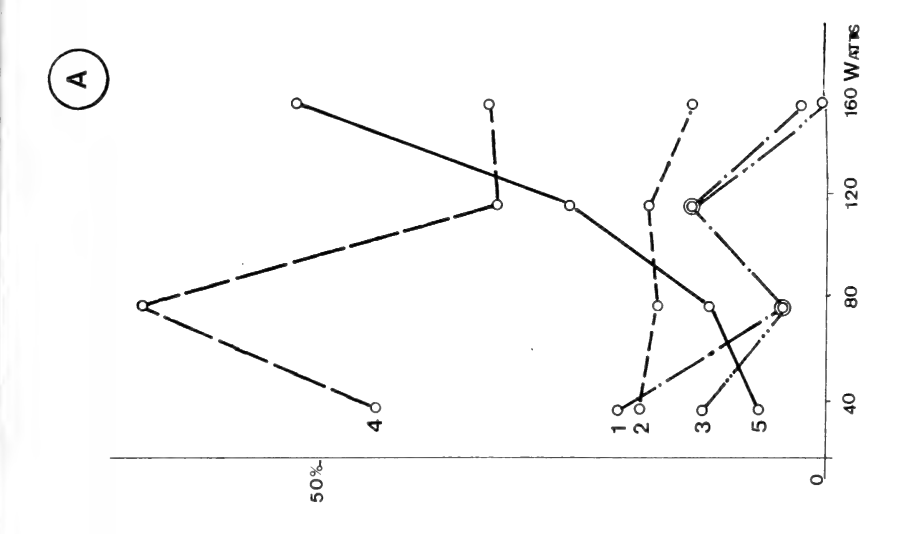
C. *Types de réaction aux attaques.*

1) OBSERVATIONS RELATIVES AU MOUVEMENT D'INTENTION

Luminosité	40 watts	80 watts	120 watts	160 watts
	(en %)	(en %)	(en %)	(en %)
Etalement des nageoires . .	62,96	37,50	45,46	25,00
Inclinaison latérale	7,41	12,50	27,27	50,00
Ondulation caudale	—	—	—	—
Fuite	29,63	50,00	27,37	—
Position d'infériorité	—	—	—	25,00

2) ANALYSE DES OBSERVATIONS

Avec l'augmentation de l'éclairement, la réaction d'étalement des nageoires est progressivement remplacée par l'inclinaison latérale. La réaction de fuite, d'abord activée, est supplantée par la prise de position d'infériorité.



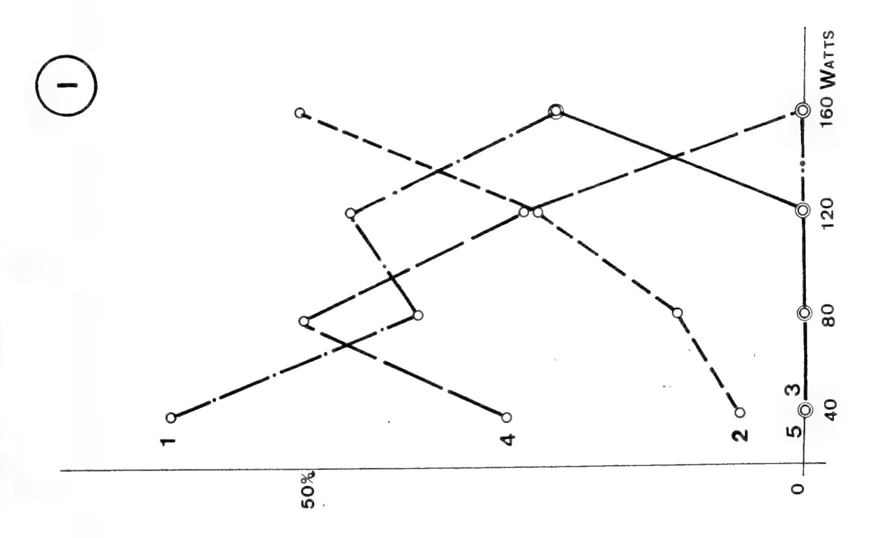


FIG. 3.

Fréquences des différents types de réaction aux manifestations agressives:
I, au mouvement d'intention; A, à l'approche.
1. Etalement des nageoires, 2. Inclinaison latérale,
3. Ondulation caudale, 4. Fuite, 5. Position d'infériorité.

3) OBSERVATIONS RELATIVES AU MOUVEMENT D'APPROCHE

Luminosité	40 watts	80 watts	120 watts	160 watts
	(en %)	(en %)	(en %)	(en %)
Etalement des nageoires . .	20,00	3,51	13,21	2,35
Inclinaison latérale	18,00	15,79	16,98	12,94
Ondulation caudale	12,00	3,51	13,21	—
Fuite	44,00	66,67	32,07	32,94
Position d'infériorité	6,00	10,52	24,53	51,77

4) ANALYSE DES OBSERVATIONS

Décroissance de la réaction d'étalement des nageoires avec l'augmentation de l'éclairement. Constance relative de la réaction d'inclinaison latérale. Diminution de fréquence de la réaction de fuite au profit de la prise de position d'infériorité.

5) OBSERVATIONS RELATIVES A LA BOUSCULADE

Luminosité	40 watts	80 watts	120 watts	160 watts
	(en %)	(en %)	(en %)	(en %)
Etalement des nageoires . .	14,29	11,11	—	—
Inclinaison latérale	34,69	26,62	25,92	7,89
Ondulation caudale	2,04	2,22	—	—
Fuite	36,73	46,67	40,74	13,16
Position d'infériorité	12,25	13,33	33,34	78,95

6) ANALYSE DES OBSERVATIONS

Décroissance de la réaction d'étalement des nageoires et de celle d'inclinaison latérale avec l'augmentation de l'intensité lumineuse. Légère augmentation puis diminution des fréquences de fuite. Accentuation de celles des prises de position d'infériorité.

7) OBSERVATIONS RELATIVES AUX MORSURES

Luminosité	40 watts	80 watts	120 watts	160 watts
	(en %)	(en %)	(en %)	(en %)
Etalement des nageoires . .	9,09	5,00	11,77	—
Inclinaison latérale	59,09	30,00	11,77	7,89
Ondulation caudale	—	5,00	—	—
Fuite	—	20,00	33,52	7,69
Position d'infériorité	31,82	40,00	52,94	86,46

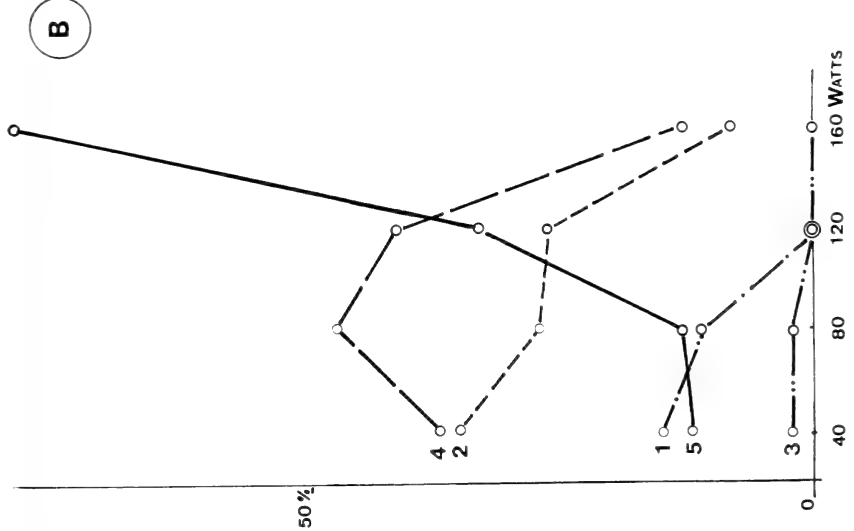


FIG. 4.

Fréquences des différents types de réaction aux manifestations agressives *(suite)*:
B, à la bousculade; M, à la morsure.

8) ANALYSE DES OBSERVATIONS

Diminution des réactions d'inclinaison latérale avec un éclairement plus intense, augmentation des fréquences de fuite, puis pour les fortes intensités lumineuses réduction de celles-ci. Augmentation constante de la fréquence des prises de position d'infériorité.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Mode d'attaque :

La fréquence des mouvements d'intention diminue avec l'augmentation d'intensité de l'éclairement, alors que l'inverse se produit pour l'approche. Les variations de la bousculade et de la morsure subissent respectivement la même inversion, mais de beaucoup plus faible amplitude.

Le mouvement d'approche est sans doute assimilable à celui d'intention, l'un apparaît plutôt que l'autre, suivant l'énergie avec laquelle le poisson va attaquer.

La morsure est le type de manifestation agressive le moins souvent utilisé... ce qui correspond bien à la conception de LORENZ (1963).

Mode de réaction :

L'étalement des nageoires répond, comme on pouvait s'y attendre, au mouvement d'intention, le plus souvent. Ce dernier décroissant en fréquence avec l'augmentation de la luminosité; la réaction correspondante fait de même.

L'inclinaison latérale subit des variations inverses suivant qu'elle est destinée à répondre à la morsure ou au mouvement d'intention. Cette réaction est remplacée par la fuite et la position d'infériorité à forte intensité d'éclairement.

L'ondulation caudale, qui est une séquence de comportement sexuel chez les adultes, est rare dans cette série d'observation, puisque ce comportement est inhibé à cette température, et que nous avons des poissons juvéniles.

La fuite, avec une luminosité croissante, diminue de fréquence, remplacée par la prise de **position d'infériorité.**

Quelle que soit le type d'attaque, le nombre des prises de position d'infériorité augmente avec l'intensité lumineuse.

Il semble donc y avoir une influence de cette dernière sur le type de conduite de ces poissons, soit par inhibition soit par facilitation, la seconde de ces alternatives nous paraît plus logique.

Ainsi, les fréquences d'apparition de séquences stéréotypées (BAERENDS 1950, HEINROTH 1910) sont-elles bien prévisibles, mais dans la mesure où les conditions dans lesquelles se trouvent les poissons sont strictement semblables. Il reste à déterminer par le truchement de quel mécanisme s'effectue ce choix de séquences,

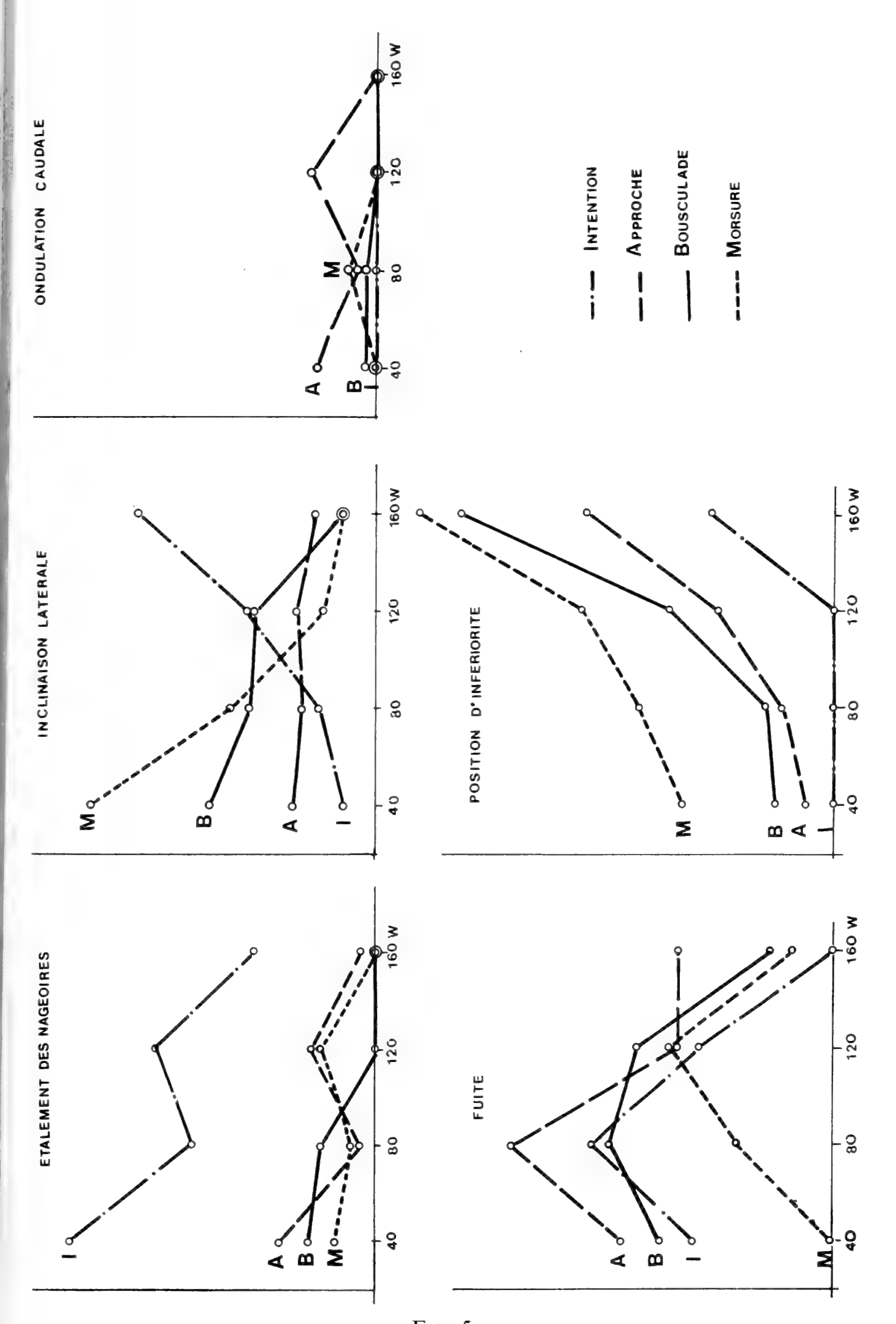


Fig. 5.

Tableau général des fréquences de réactions suivant l'intensité lumineuse.
I. = Intention, A. = Approche,
B. = Bousculade, M. = Morsure.

et dans quelle mesure il reste dépendant de facteurs individuels comme la taille des congénères.

Résumé

L'agressivité de *Tilapia rendalli* est mesurée par un code chiffré tenant compte simultanément du mode d'attaque d'un poisson et du type de réponse du congénère.

(Attaques: mouvement d'intention, approche, bousculade, morsure.)

(Réactions: étalement des nageoires, inclinaison latérale, ondulation caudale, fuite, position d'infériorité.)

La fréquence de certains types d'attaque change, celle des types de réponse également, mais pas de manière correspondante, suivant l'éclairement donné durant les périodes d'observation de 20 jours. La luminosité, en tant que facteur non spécifique et de présence constante semble avoir une influence facilitatrice sur l'actualisation de certaines séquences de comportement au détriment d'autres réactions, modifiant ainsi les relations entre le type d'attaque et le genre de réponse qui y est apporté.

Zuzammenfassung

Die Agressivität von *Tilapia rendalli* wurde mit einem schiffrierten Code gemessen, der gleichzeitig die Art der Attacke eines Tieres und die Antwort des Angegriffenen enthält.

(Attacke: Bereitschaftposition, Annährung, stossen, beissen.)

(Reaktion: Ausbreiten der Flossen, Hinwenden der lateralen Körperteile Ondulationsbewegung des Schwanzes, Flucht, Unterwerfungsstellung.)

Die Häufigkeit der verschiedenen Arten von Attacken und die darauf abgegebenen Antworten ändern, aber nicht in übereinstimmender Weise mit der während 20 Beobachtungstagen gegebenen gleichen Lichtintensität.

Die Lichtintensität, ein aspezifisches Faktor, konstant vorhanden, scheint einen fordernden Einfluss auf das Auslösen gewisser Sequenzen des Verhaltens zum Nachteil anderer Reaktionen zu haben.

Summary

The aggressivity of *Tilapia rendalli* is differentiated and measured according to the types of attack made by the species, as well as to the types of the species' response to attack. There are four possible types of attack (each type more intense), and five types of response. The types of attack include: signs of aggressive intention, approach toward the victim, jostling the other fish, and biting the other fish.

The types of response include: display of fins, turning to the side, waving the tail, escape, and assumption of a submissive position.

The frequency of the different types of attack, as well as the different types of response, varies (although independently of each other) according to the intensity of light over four periods of observation, each consisting of twenty daysf Luminosity, as an external factor, appears to encourage certain sequences o· behavior and types of interaction between fish of this species.

BIBLIOGRAPHIE

BAERENDS and BAERENDS-VAN ROON. 1950. *An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes.* Behaviour Suppl. 1.

HEINROTH, O. 1910. *Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Physiologie des Anatiden.* Verh. Inter. Ornit. Kongr. 589-702.

HEILIGENBERG, W. 1964. *Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches. (Pelmatochromis subocellatus).* Zeitschrift für Tierpsychol. B. 21, H. 1, S. 1-52.

LORENZ, K. 1969. *L'agression.* Ed. Flammarion.

PRIVAT, F. 1970. *Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de Tilapia rendalli.* Rev. suisse Zool. t. 77, 4: 73-79.

TINBERGEN N. 1948. *Social releaser and the experimental method for their study.* Wilson Bull. 60: 6-52.

N° 26. **U. Rahm.** — Oekologie und Biologie von *Tachyoryctes ruandae* (Rodentia, Rhizomyidae).[1] (Mit 9 Textabbildungen)

Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale, Kongo und Naturhistorisches Museum, Basel.

Die systematische Stellung von *Tachyoryctes* (Schnellwühler) ist noch unklar. ELLERMANN (1940) reiht die Unterfamilie der *Tachyoryctinae* bei den *Muridae* ein (zwei Genera: *Brachyuromys* von Madagaskar und *Tachyoryctes* aus Afrika), doch wird diese Einordnung weder durch das Gebiss noch durch anatomische Merkmale gestützt (THENIUS und HOFER 1960). GRASSÉ (1955) erwähnt *Tachyo-*

[1] Die Arbeit wurde im Rahmen eines Forschungsprogrammes durchgeführt, das von der Life Sciences Division, Army Research Office (Grant no. DAHC 19-68-G-0006) unterstützt wurde.

rycies als Gattung der *Rhizomyidae* (Wurzelratten), die zu den *Palaeotrogomorpha* incertae sedis gehören. Die *Tachyoryctes* haben eine walzenförmige, gedrungene Gestalt und der Kopf ist äusserlich kaum vom Rumpf getrennt. Der Schwanz ist relativ kurz und auch die Extremitäten sind gedrungen. Die Körperform und die Krallen der Vorderfüsse weisen darauf hin, dass es sich um grabende und unterirdisch lebende Tiere handelt. Die Anpassungen an diese Lebensweise sind jedoch geringer als zum Beispiel bei *Spalax*. Die Augen sind wohl klein, aber noch sehtüchtig und die Ohrmuscheln ragen noch aus dem Pelz hervor. Ausser dem Schwanze ist der ganze Körper mit einem dichten, weichen Fell bedeckt. Die Schneidezähne sind stark proodont, die Molaren ausgesprochen hypsodont. *Tachyoryctes ruandae* weist in der Körpergrösse und im Gewicht einen leichten Geschlechtsdimorphismus auf (gemessen an je 200 Männchen und Weibchen):

	Körperlänge	Schwanz	Hinterfuss	Ohr	Gewicht
Männchen	195	65,9	26,4	10,6	206,6
Weibchen	178,5	65,7	26,2	9,8	174,8

Auch in den Schädelmassen kommt dieser minime Geschlechtsdimorphismus zum Ausdruck:

	Länge	Breite	Jochbogen	Höhe	Molaren
Männchen	45,9	18,5	33,2	16,0	8,6
Weibchen	43,6	18,0	32,1	14,9	8,3

(Länge = condylo-basal; Breite = Hirnkapselbreite; Höhe = grösste Höhe; Jochbogen = Jochbogenbreite; Molaren = Länge der oberen Molarenreihe).

Auch in der Färbung ist ein gewisser Geschlechtsdimorphismus nachweisbar, indem die Männchen eher hellbraun, die Weibchen dunkelbraun gefärbt sind. Bei den Jungtieren beider Geschlechter ist die Fellfarbe einheitlich schiefergrau bis schwarz. Eine auffallende Erscheinung bei den *Tachyroyctes* unserer Gegend ist das häufige Auftreten eines oder mehrerer weisser Flecken auf der Bauchseite. Wir haben 581 Tiere auf diese Scheckung hin untersucht und die Grösse der weissen Flecken in 5 Kategorien eingeteilt (O = ohne Fleck; (+) einige weisse Haare; + bis 2 cm²; ++ 2—4 cm²; +++ über 4 cm²).

	Weibchen	Männchen
O	22 = 6,6%	9 = 3,7%
(+)	25 = 7,5%	8 = 3,3%
+	134 = 39,0%	89 = 36,5%
++	126 = 37,8%	95 = 39,0%
+++	32 = 9,6%	41 = 16,8%

Die Aufstellung zeigt, dass die Fleckengrösse + und ++ am häufigsten auftritt. Von den rund 16'700 untersuchten Tieren waren 15 totale Albinos. Anscheinend kommt eine solche weisse Musterung auf der Bauchseite gelegentlich auch bei anderen *Tachyoryctes* Arten vor (HOLLISTER 1919).

VORKOMMEN

Der ruandesische Schnellwühler *(Tachyoryctes ruandae)* wurde 1925 von LÖNNBERG und GYLDENSTOLPE anhand eines Exemplares vom Mt. Muhavura (Virunga Vulkane) beschrieben. Er unterscheidet sich von den anderen ostafrikanischen Arten durch verschiedene Schädelmerkmale. Die 14 Arten der Gattung *Tackyoryctes* sind auf Afrika beschränkt und wir können drei Haupt-Verbreitungsgebiete abgrenzen: 1. Abessinien und Teile Somalias, 2. Ostafrika (Kenya und Gebiete Tanzanias), 3. Zentralafrika (Kivusee-Gegend und angrenzende Gebiete). Aus der Verbreitung geht hervor, dass es sich bei *Tachyoryctes* vorwiegend um eine Hochlandform handelt. So stimmt zum Beispiel in Ostafrika die östliche Grenze des Verbreitungsgebietes ziemlich genau mit der 1500 Meter Höhenlinie überein. Der ruandesische Schnellwühler ist die westlichste Art. Abbildung 1 umschreibt sein Verbreitungsgebiet und enthält die wichtigsten Fundorte. Die Karte wurde anhand des Materials des Tervuren-Museums, unserer eigenen Sammlung und der Angaben in der Literatur (GYLDENSTOLPE, ALLEN und LOVERIDGE, MISONNE, SCHOUTEDEN) zusammengestellt. Im Osten (Ruanda) wird das Verbreitungsgebiet durch die vielen Seen, ausgedehnten Sümpfe und den Kagerafluss begrenzt. Gegen Süden ist das Vorkommen noch wenig belegt und aus dem Burundi sind nur zwei Fundstellen bekannt (Bweza 1° 16' S.; 29° 28' O. und Bururi 3° 57' S.; 29° 37' O.). Im Kongo, gegen den Tanganyikasee hinunter, scheint die Art nicht in die Ruziziebene vorgedrungen zu sein. Hier befindet sich der tiefstgelegene Fundort „Lubarika" (1100 M.). Gegen Norden ist das Verbreitungsgebiet noch unbestimmt. Die Art ist häufig in der Gegend der Virunga-Vulkane. De Witte sammelte ein Exemplar bei Mutsora an der Westflanke des Ruwenzori (auf der Karte Abb. 1 nicht eingetragen). MISONNE (1963) hat jedoch *T. ruandae* in dieser Gegend nicht wiedergefunden und erwähnt sie auch nicht für das Gebiet westlich des Semlikitales. Gegen Westen bildet der Bergwald der Bergketten des zentralafrikanischen Grabenbruches die Grenze. Das Vorkommen des Schnellwühlers innerhalb des genannten Gebietes ist diskontinuierlich und ist einerseits durch die Vegetation, andererseits durch die Bodenbeschaffenheit bedingt. Die Höhe scheint weniger begrenzend zu wirken; wir fanden Exemplare bis in eine Höhe von 2400 Meter. *Tachyoryctes ruandae* bevorzugt eindeutig offenes Gelände wie Grasland und verlassene Kulturen. Land mit viel Gebüsch und Bäumen wird schon wegen der vielen grossen

Wurzeln gemieden. Kulturland wird nur an der Peripherie aufgesucht, da durch die Bearbeitung der Felder die Tunnelsysteme in Mitleidenschaft gezogen und die Tiere gestört werden. Bergwald und Sümpfe werden ebenfalls gemieden. Der

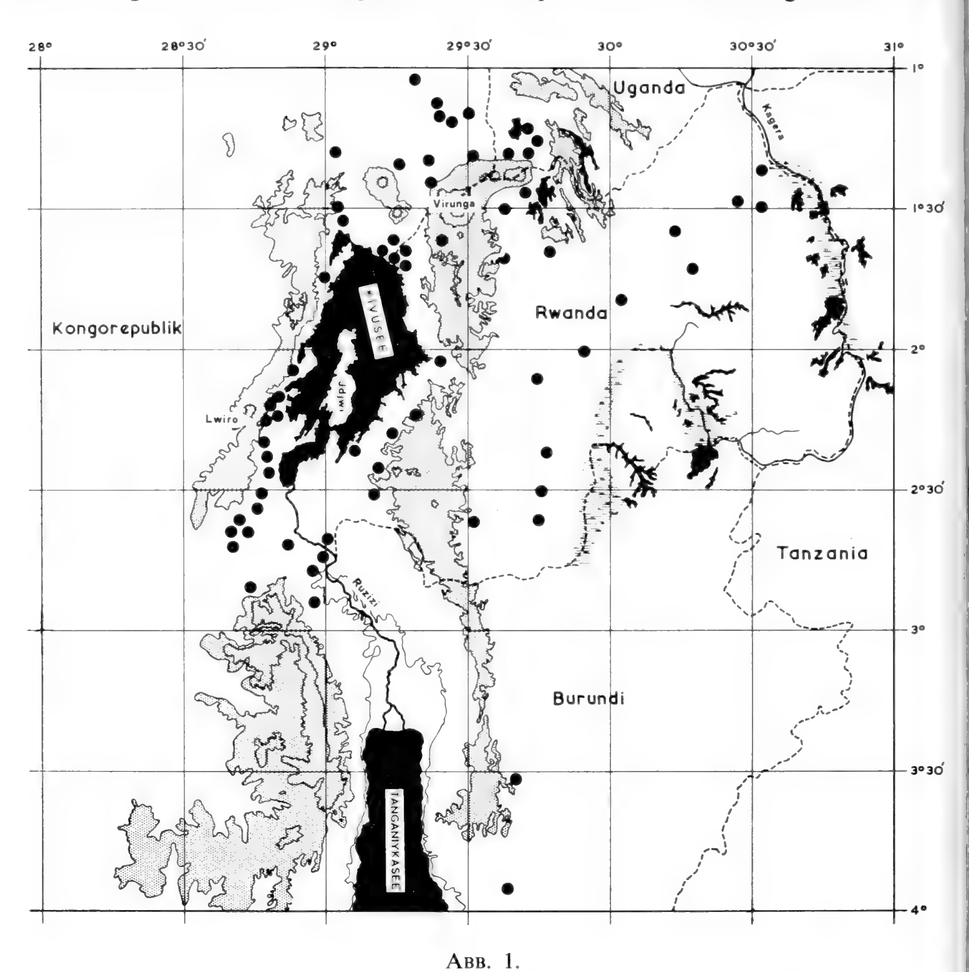


Abb. 1.

Verbreitungsgebiet von *Tachyoryctes ruandae* mit den wichtigsten Fundorften. Punktiert: Höhen über 2000 Meter. Lwiro = IRSAC-Institut und Untersuchungsgebiet.

starke Rückgang des Bergwaldes durch Rodung begünstigt jedoch die Verbreitung von *Tachyoryctes.* Ein wichtiger Faktor ist die Beschaffenheit des Bodens. Der Schnellwühler meidet harten, laterithaltigen oder schieferartigen Boden und bevorzugt die lockere Lava-Erde, die für weite Gebiete dieser Region typisch ist. Dies hat zur Folge, dass die Art stellenweise sehr häufig ist, an anderen Orten vollkommen fehlt. In der hügeligen Gegend von Ruanda findet sich *Tachyoryctes* vorwiegend am Rande der Talsohle, da sich dort als Folge der Erosion der Humus

angesammelt hat. Soweit wir anhand der Literatur und durch eigene Beobachtungen feststellen konnten, haben auch die anderen *Tachyoryctes* Arten in Ostafrika eine Vorliebe für Grasland, Weiden und lockeren Boden. Die Erdhügel von *T. ibeanus* sind eine häufige Erscheinung auf den Weiden und Rasenflächen der Farmen um Nairobi. Im Grasland auf den Flanken des Ngorongoro-Kraters ist *T. daemon* recht häufig und beim Mt. Meru fanden wir sehr viele Hügel dieser Art. Von *T. rex* schreibt LORING (in ROOSEVELT 1910), dass diese die offenen Grasstellen in der Bambuszone und im lichten Wald bewohnt. *T. naivashae* ist, nach demselben Autor, äusserst häufig in den sandigen Ebenen beim Naivashasee

TUNNELSYSTEM UND NESTBAU

Wie erwähnt, bevorzugt *Tachyoryctes* lockeren weichen Boden. Wir haben 43 Höhlensysteme ausgegraben und vermessen. Obwohl sich die Tunnelsysteme in ihrer Anordnung mehr oder weniger gleichen, kann kein allgemein gültiges Schema aufgestellt werden. In Abb. 2 sind zwei typische Wohnquartiere schematisch dargestellt. Bei älteren Systemen findet man in der Regel einen langen Hauptgang, der mehr oder weniger geradlinig oder auch zickzackförmig verläuft. Der längste von uns ausgemessene Hauptgang erstreckte sich über 28 Meter. In einigen Fällen war das Tunnelsystem komplizierter angelegt. Vom Hauptgang zweigen nach beiden Seiten in wahlloser Folge und in verschiedenen Abständen Seitengänge ab, die relativ kurz sind. Die Erde wird an irgend einem Punkt an die Oberfläche ausgestossen. Aeusserlich gleichen die Hügel denjenigen unserer Maulwürfe oder Wühlmäuse (Abb. 3). Oft wird die Erde am Ende eines kurzen Nebenganges ausgestossen, meist aber am Ende eines ganz kurzen Ganges neben dem Hauptgang. Ist das Tier mit Auswerfen der Erde fertig, so wird dieser kurze Gang mit Erde verstopft. Offenbar schützt damit das Tier sein Höhlensystem vor feindlichen Eindringlingen. Der Hauptfeind von *Tachyoryctes* ist in unserer Gegend *Poecilogale albinucha (Mustelidae)*. Durch Versuche in Gefangenschaft konnten wir in der Tat feststellen, dass Poecilogale in die Tunnels einzudringen vermag. Das ganze Tunnelsystem verläuft unterirdisch erstaunlich waagrecht zur Erdoberfläche und die mittlere Tiefe kann mit 15—25 cm angegeben werden. Die Tiefe wird vor allem durch das Niveau der feinen Pflanzenwurzeln bestimmt, welche die Hauptnahrung der Tiere darstellen. Mittelgrosse Wurzeln, die beim Graben den Weg versperren, werden durchgenagt, grosse Wurzeln werden umgangen. Fühlt sich ein Tachyoryctes verfolgt, zum Beispiel wenn man ein Höhlensystem freilegt, so gräbt das Tier unverzüglich in die Tiefe. Dies macht es mit solcher Geschwindigkeit, dass es innert kurzer Zeit eine Tiefe von 70 cm erreicht, bevor es gefangen werden kann. Der Durchmesser eines Tunnels beträgt für ein erwachsenes Tier 8—8,5 cm und ist praktisch kreisrund. Die Temperatur

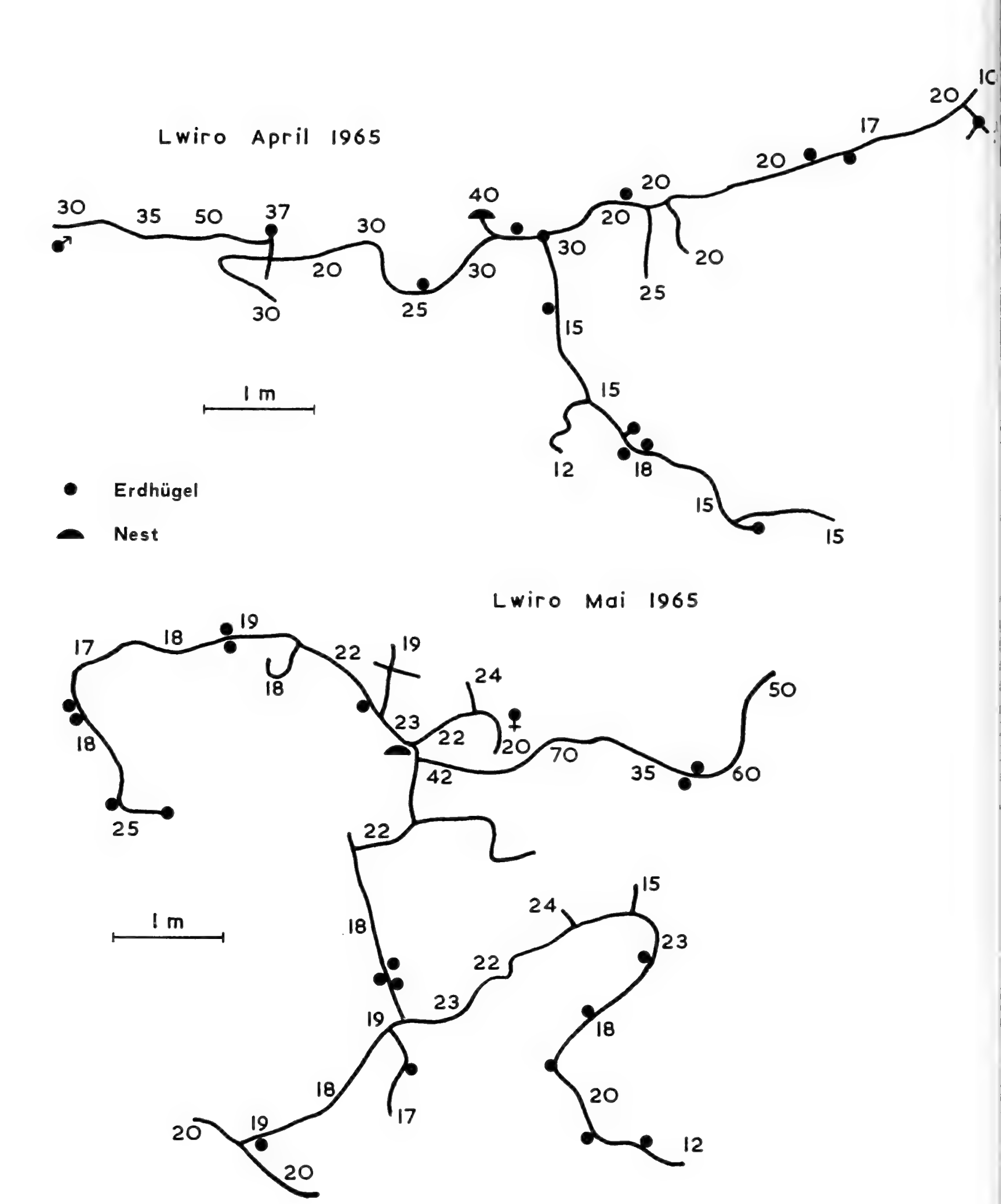


ABB. 2.

Zwei Beispiele von Tunnelsystemen.
Zahlen = Tunneltiefe unter dem Erdboden (in cm).

im Tunnelsystem bleibt erwartungsgemäss sehr konstant. Wir haben im November (Regenzeit) und im August (Trockenzeit) während dreier Tage mit einem Galvanometer und Thermoelementen alle zwei Stunden die Temperatur in einem Tunnel (20 cm unter der Erdoberfläche) und 10 cm über dem Boden gemessen. Der Untersuchungsort lag in einer Wiese in 2000 Meter Höhe. Das Kabel mit den

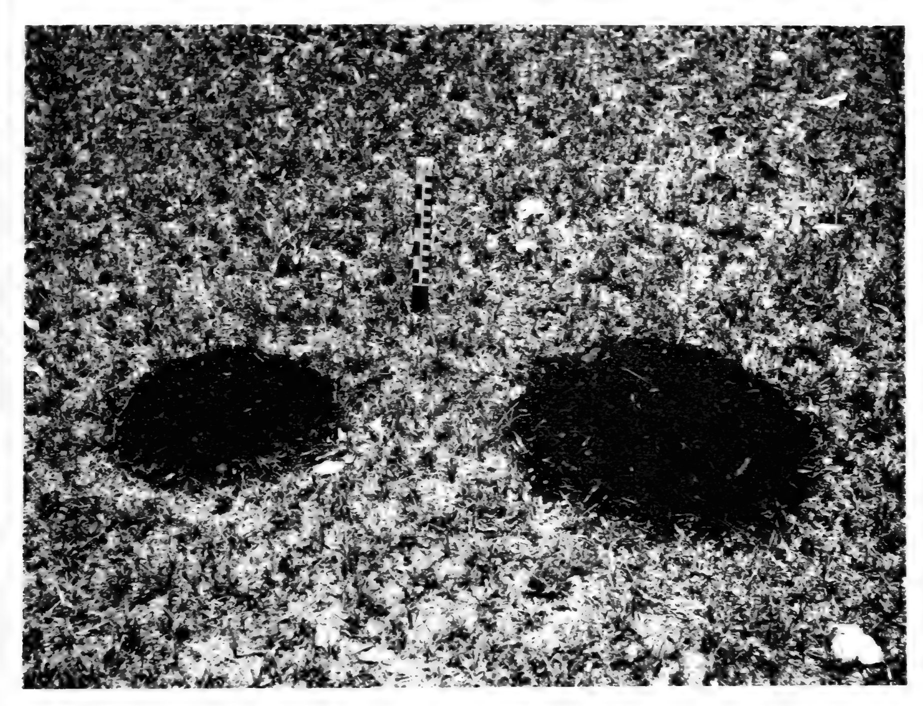


Abb. 3.
Zwei Erdhügel.

Thermoelementen wurde ein Tag vor Messbeginn sorgfältig in den Tunnel eingeführt, mit Maschendraht umgeben und mit Erde verschlossen. Abb. 4 zeigt die Temperaturschwankungen über dem Boden (Luft) und die äusserst konstant bleibenden Temperaturen im Tunnel. Während der feucht-warmen Regenzeit schwankt die Tunneltemperatur zwischen 20 und 22° C, in der Trockenzeit liegt sie um 18° C, wobei auch die Aussentemperatur bis 11° C sinken kann. Im Tunnel wird die Minimaltemperatur gegen 8 Uhr morgens, die Maximaltemperatur gegen 8 Uhr abends erreicht.

Interessant ist die Tatsache, dass der Schnellwühler während der Trockenzeit seine Grabtätigkeit stark reduziert oder gegen Ende derselben sogar einstellt. Während dieser Jahreszeit halten sich die Tiere auch tiefer im Boden auf, unter Umständen in Gängen, die bis zu einem Meter unter der Erdoberfläche liegen.

Die Eingeborenen wissen dies aus Erfahrung und verlangten während der Trockenzeit einen höheren Preis für das Ausgraben der Tiere! Tachyoryctes scheint jedoch für diese Zeit keine besonderen Nahrungsreserven anzulegen (siehe Nahrung). Hingegen ist die Fortpflanzungs-Aktivität während dieser Periode stark reduziert, was in einer geringen Zahl trächtiger Weibchen gegen Ende der Trockenzeit und zu Beginn der Regenzeit zum Ausdruck kommt (siehe Fortpflanzung).

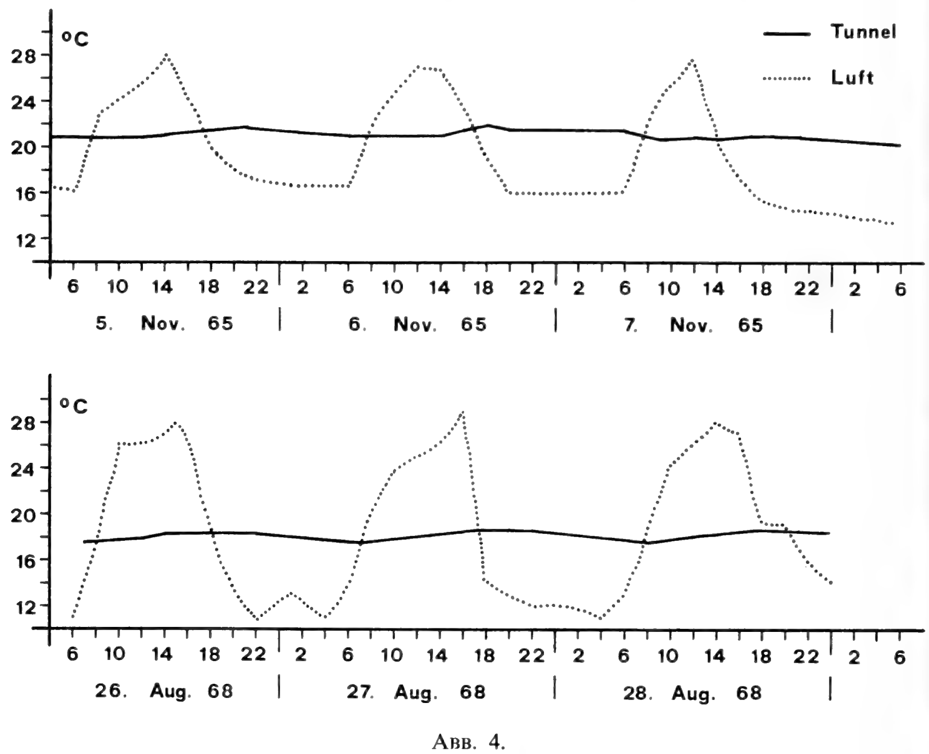


Abb. 4.

Temperatur im Tunnel und 10 cm über dem Boden während der Regenzeit (Nov.) und der Trockenzeit (Aug.).

Die Besiedlungsdichte eines Gebietes hängt vor allem von der Bodenbeschaffenheit und den vorhandenen Futterpflanzen ab. Unter günstigen Voraussetzungen kann in der von uns untersuchten Gegend ein Gebiet sehr dicht mit *Tachyoryctes* besiedelt sein. Dies mag am folgenden Beispiel dargestellt werden. Wir haben in einem dicht bewohnten Gebiet eine Fläche von 7200 m² abgesteckt und innerhalb einer Woche alle *Tachyoryctes*-Tunnelsysteme aufgegraben, ausgemessen, kartographiert und die Tiere wenn möglich gefangen. Abb. 5 illustriert die Verteilung der Systeme und der Tiere. An zwei Stellen waren wegen der ungeeigneten Vegetation keine Gänge vorhanden. Es wurden gefangen: 17 adulte ♂, 16 adulte ♀, 9 juvenile ♂ und 8 juvenile ♀. In einem Tunnel war ein

Paar vorhanden. Neun Systeme waren unbewohnt oder das Tier wurde nicht gefunden (leere Kreise). An den mit „A" bezeichneten Stellen fanden sich alte,

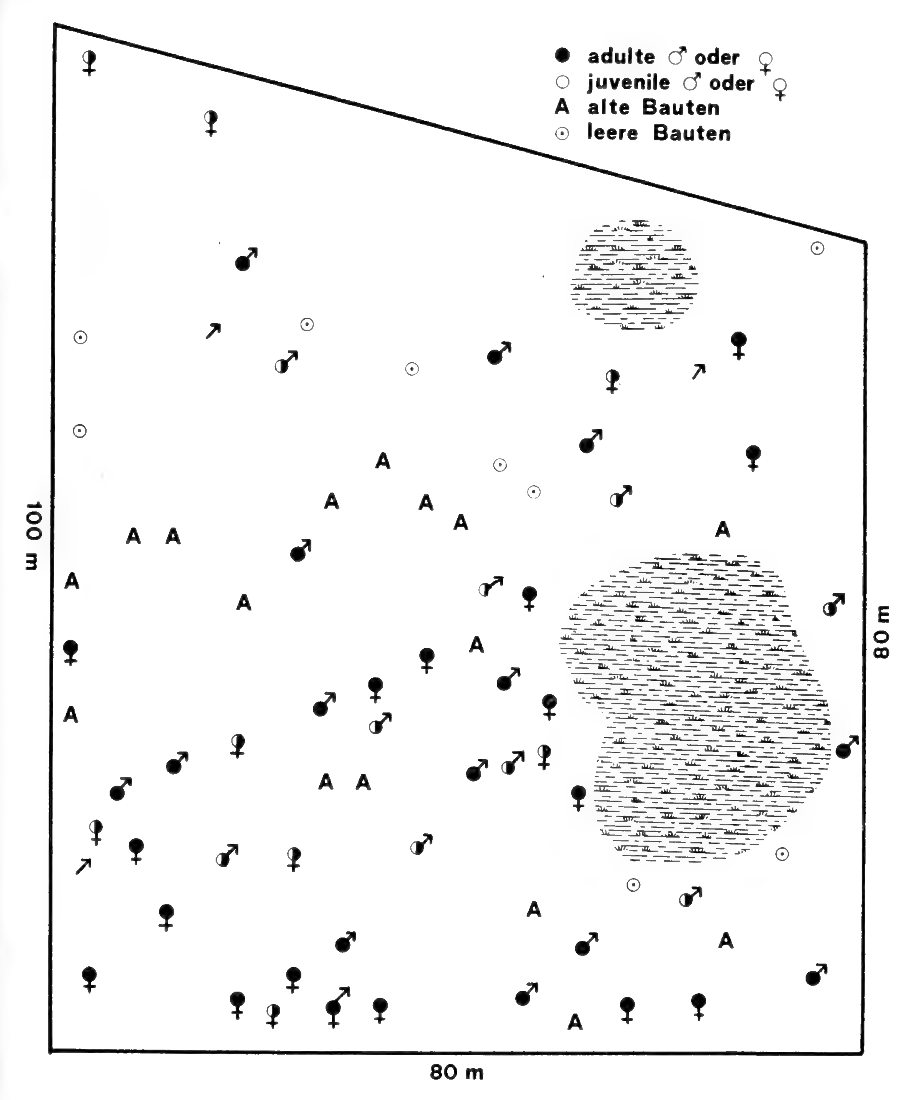


ABB. 5.
Besiedlungsdichte eines genau untersuchten Gebietes.

zerfallene oder von Eingeborenen bereits früher ausgegrabene Tunnels. Im Mittel kommt demnach in diesem Terrain ein *Tachyoryctes* auf 144 m².

Die Bautätigkeit und Aktivität konnte an einem weiblichen Exemplar verfolgt werden, welches in einem Freilandgehege auf einer Wiese ausgesetzt

wurde. Das Tier wurde am 18. Dez. um 17 Uhr ausgesetzt und hatte sich nach 12 Minuten vollkommen eingegraben. In den folgenden 5 Wochen wurde jeden Morgen und Abend kontrolliert, ob Erde ausgestossen worden war. In Abb. 6

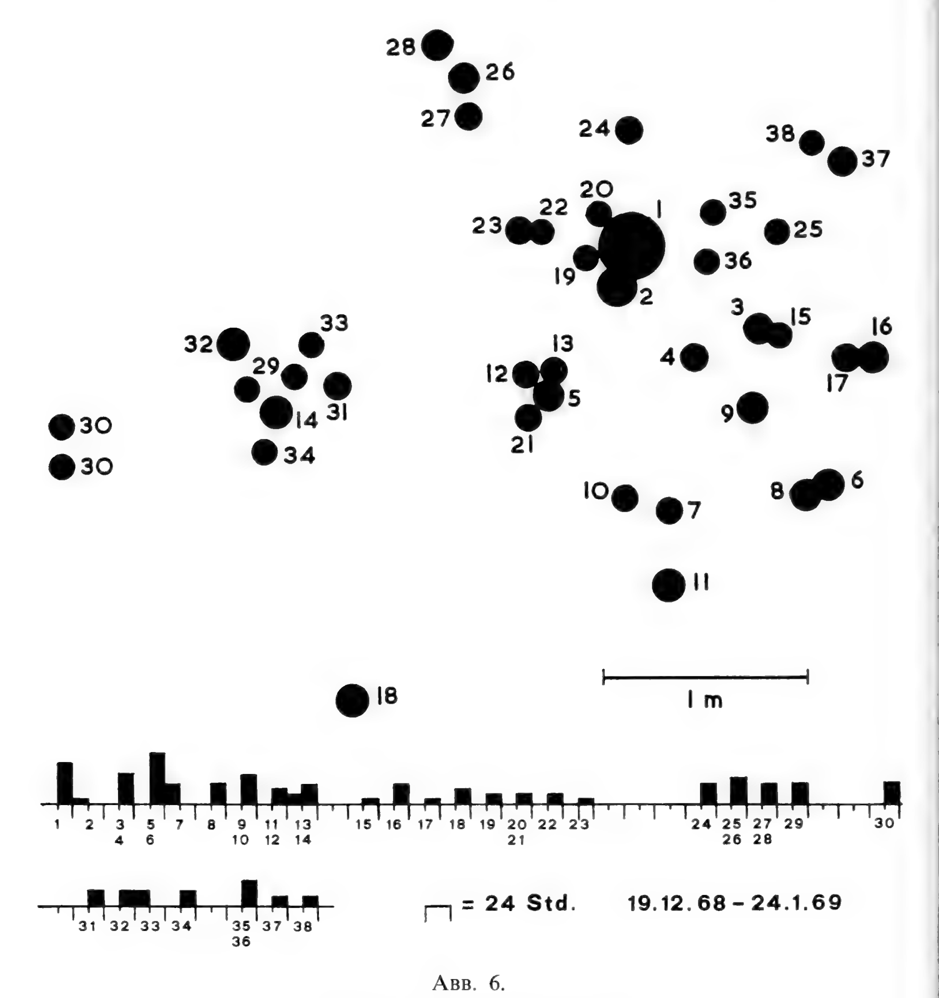


ABB. 6.

Entstehung eines Tunnelsystems.
Die Zahlen geben die Reihenfolge an, in welcher die Erdhügel entstanden.
Skala = Tage, an welchen die entsprechenden Erdhügel ausgestossen wurden.
(Meist zwischen 18 h und 6 h).

sind die Ergebnisse schematisch zusammengefasst. Jeder schwarze Punkt stellt einen Erdhaufen dar und die Zahlen geben die Reihenfolge, in welcher die Hügel entstanden. Aus der zeitlichen Darstellung ist ersichtlich, dass meist während der Nacht gegraben und Erde ausgestossen wurde, nur viermal entstanden auch

während des Tages Erdhügel. Die Höhe der Säulen entspricht der ausgestossenen Erdmenge, die Zahlen entsprechen denjenigen der Erdhügel. Die Schnellwühler tummeln sich nur ausnahmsweise an der Erdoberfläche. Wir sind nur dreimal, rein zufällig, Tieren begegnet, die sich abends an der Oberfläche aufhielten. Dass sich *Tachyoryctes* gelegentlich auf dem Boden aufhält, zeigt auch die Tatsache, dass wir in Gewöllen von *Tyto alba* einen *Tachyoryctes*-Schädel fanden (Rahm 1960). Auch zum Einsammeln von Nistmaterial verlässt der Schnellwühler seinen

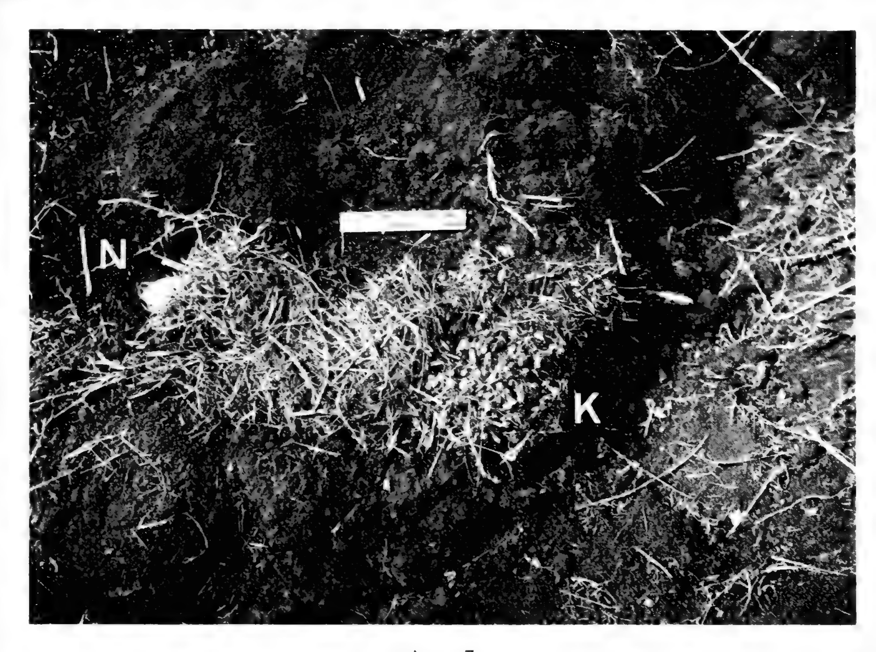


Abb. 7.

Freigelegtes Nest. Bei K das alte Kotdepot.
Bei N frisches Nest mit einem Stück Maniokwurzel davor.
In der Mitte älteres Nest, das jetzt als Kotdepot dient.

Bau. Gegraben wird mit den Vorderextremitäten, nur Wurzeln werden mit den Zähnen beseitigt. Um die Wurzel besser durchbeissen zu können, legen sich die Tiere oft seitlich oder sogar auf den Rücken. Die lockere Erde wird zuerst unter den Körper geschaufelt, dann mit den Hinterextremitäten nach hinten und aussen befördert.

Das Nest wird in einer speziellen Kammer angelegt, die entweder am Ende eines kurzen Seitenganges liegt oder auch als Erweiterung eines Ganges angelegt sein kann. Von 32 daraufhin untersuchten Nestern waren 9 im Hauptgang, 17 in einem Seitengang und 6 am Ende eines Hauptganges. Das Nest hat eine kugelige Form von 15—20 cm Aussendurchmesser. Als Baumaterial werden Gramineen und Krautpflanzen verwendet wie zum Beispiel: *Digitaria scalacum*,

Setaria sp., Eragrostis ternifolia, Pseudcrthria Hookeri, Indigofera arrecta, Commelina benghalensis. Das für den Nestbau benötigte Material wird über dem Erdboden eingesammelt und zwar in unmittelbarer Nähe eines Einganges. Dort ist dann oft der Pflanzenwuchs regelrecht abgemäht. Befindet sich das Nest in einer Erweiterung eines Ganges, so hat es zwei Eingänge, die das Nest beidseitig mit dem Tunnel verbinden. Unmittelbar neben oder hinter dem Nest befindet sich eine Kotkammer,

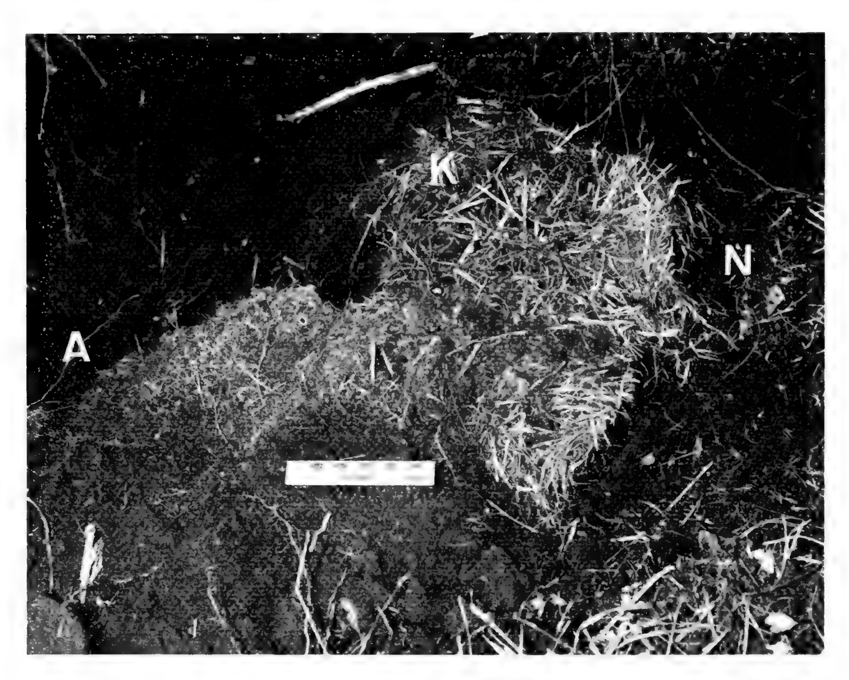


Abb. 8.

Freigelegtes Nest. Folge von Nestern verschiedenen Alters.
Bei A altes Kotdepot, bei N neustes Nest,
bei K älteres Nest als Kotdepot verwendet.

die durch einen Zugang mit dem Nest verbunden ist. Hat sich zuviel Kot angehäuft und beginnt er sich zu zersetzen, so wird vor dem Nest ein neues angebaut und das alte Nest wird als Kotdepot verwendet. In Höhlensystemen, die schon lange bewohnt sind, findet man deshalb eine ganze Folge von Nestern verschiedenen Alters mit einem frischen Nest am einen Ende und zerfallenem, mit Schimmelpilz überzogenem Kot am anderen Ende. Die vielen Kommensalen und Parasiten, die wir in den Nestern fanden, sind noch in Bearbeitung. Die Nestkammer liegt in der gleichen Ebene wie der Tunnel, das heisst meist in 20—35 cm Tiefe. Wir fanden aber auch Nester, die tiefer angelegt waren, 40, 55 und sogar 60 cm unter der Erdoberfläche (Abb. 7 und 8).

Nahrung

Tachyoryctes ist ein reiner Pflanzenfresser und zeigt eine besondere Vorliebe für Wurzeln. Anhand von Nahrungsresten, Frasspuren und Kotuntersuchungen konnten wir folgende Pflanzen bestimmen, die in unserem Untersuchungsgebiet von Tachyoryctes gefressen werden.

Familie	Gattung	Art	gefressen
Compositae	*Bidens*	*pilosa*	Stengel
	Erigeron	*floribunda*	Stengel
	Crassocephalum	*vitellinum*	Wurzel
	Aspilia	*Kotschyi*	Wurzel
	Vernonia	*Grantii*	Wurzel
Papilionaceae	*Indigofera*	*arrecta*	Wurzel
	Pseudarthria	*Hookeri*	Wurzel
	Vigna	*vexillata*	Wurzel
Convolvulaceae	*Ipomoea*	*patatas*	Wurzel
Primulaceae	*Lysimachia*	*africana*	Wurzel
Euphorbiaceae	*Manhiot*	*utilissima*	Wurzel
	Bridelia	*brideliifolia*	Stengel
Verbenaceae	*Lantana*	*trifolia*	Wurzel
Malvaceae	*Hibiscus*	*calyphyllus*	Wurzel
Rubiaceae	*Pentas*	*zanzibarica*	Stengel
Verbenaceae	*Clerodendrum*	*myricoides*	Wurzel
Commelinaceae	*Commelina*	*benghalensis*	Stengel
Gramineae	*Cynodon*	*dactylon*	St./Wu.
	Melinis	*minutiflora*	Wurzel
	Eragrostis	*tenuifolia*	St./Wu.
Cyperaceae	*Cyperus*	*distans*	Stengel

Befindet sich der Tunnel nahe unter der Erdoberfläche und reisst ein Tier an den Wurzeln kleiner Pflanzen, so werden diese durch den Boden hindurch in den Tunnel hineingezogen und gefressen. Eigentliche Nahrungsdepots werden nicht angelegt, doch findet man oft Wurzel- oder Stengelstückchen in der Nähe des Nestes. Der Magen von *Tachyoryctes* ist dreiteilig. Der kleine Pylorusteil ist bei seinem Eintritt in den Fundusteil eingeschnürt und gefaltet. Der Fundusteil hat eine glatte Innenfläche, während der Cardiateil mit einem eigenartigen Zäpfchen-Epithel ausgekleidet ist, das noch histologisch untersucht wird. Der Mitteldarm hat eine Länge von 55—58 cm, der grosse dicke Blinddarm misst 11—14 cm, der Enddarm hat eine Länge von 55—65 cm.

Fortpflanzung

Ueber die Fortpflanzungsbiologie von *Tachyoryctes* haben wir bereits an anderer Stelle ausführlich berichtet (Rahm 1969). Jene Angaben basieren auf den Resultaten vom Jahre 1968. Es seien hier ergänzend die Untersuchungen vom

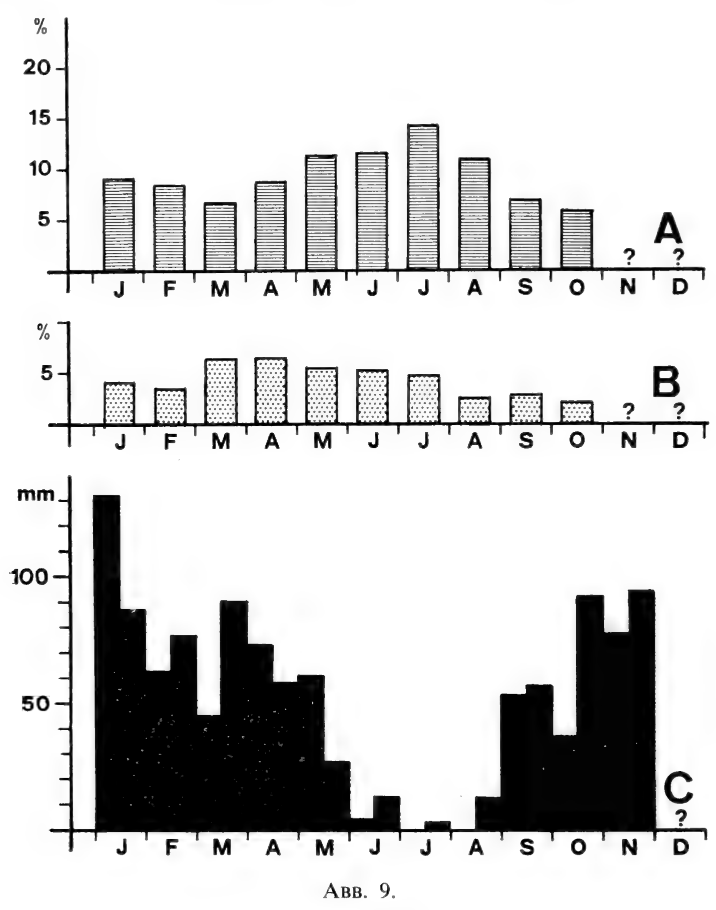


Abb. 9.

Fortpflanzung.
A = Weibchen mit Embryonen,
B = Weibchen mit befruchteten Eiern (in %),
C = Niederschlagsmenge (in mm).

Jahre 1969 zusammengefasst. Wir erhielten in diesem Jahre 5603 adulte Weibchen, welche auf befruchtete Eier und Embryonen untersucht werden konnten. Da wir nicht jeden Monat gleichviel Weibchen erhielten, sind in Abb. 9 die Resultate in Prozenten zusammengestellt. Der grösste Prozentsatz von Weibchen mit

Embryonen wurde in den Monaten Mai-Juli festgestellt. Weibchen mit befruchteten Eiern waren im März/April am zahlreichsten. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Tragzeit 46—49 Tage dauert und deshalb grössere Embryonen ein einhalb Monate später auftreten. Vergleicht man die Trächtigkeitsperiode mit dem Klima und der Niederschlagsmenge, so ist eine deutliche Korrelation festzustellen. Die meisten Paarungen finden Ende der grossen Regenzeit statt und wegen der relativ langen Tragzeit kommen die meisten Jungen während und gegen Ende der Trockenzeit zur Welt. Während der ganzen Trockenzeit ist die Aktivität der Tiere stark reduziert und es finden nur wenig Paarungen statt. Dies hat zur Folge, dass Ende Jahr nur wenig Embryonen auftreten. Leider haben wir für 1969 keine Angaben für Nov./Dez., doch war 1968 in diesen Monaten ein deutliches Minimum an Embryonen zu verzeichnen. Anhand der vorgefundenen Embryonen ergibt sich folgende Jungenzahl pro Wurf:

348 ♀ mit 1 Embryo	= 66,1%		140 ♀ mit 1 befr. Ei	= 58,8%
163 ♀ » 2 Embryonen	= 30,9%		81 ♀ » 2 » »	= 34,0%
12 ♀ » 3 »	= 2,3%		15 ♀ » 3 » »	= 6,3%
			1 ♀ » 4 » »	= 0,4%

Auch 1969 hatten demnach weitaus am meisten Weibchen nur einen Embryo. Bei 22,5% der trächtigen Weibchen war mindestens ein Embryo oder ein befruchtetes Ei resorbiert.

Résumé

Tachyoryctes ruandae est une des 14 espèces de ce genre africain. *T. ruandae* habite la région autour du lac Kivu où elle creuse des réseaux de galeries souterraines peu profondes. La température dans les tunnels est très stable. Une liste du régime alimentaire strictement herbivore est donnée. Les observations sur la reproduction de l'année 1969 confirment les résultats de l'année précédentes.

Summary

The biology of *Tachyoryctes ruandae* was studied in the region of lake Kivu. The system of their underground tunnels is relatively simple and the mounds of earth are similar to those made by the pocket gophers. A list of food plants is given. Close to the spheric grass nest is a special room for the droppings. The results on reproduction, already published, were confirmed by those of the second year.

LITERATUR

ALLEN, G. M. 1939. *A Checklist of African Mammals.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 83: 1—763.

— and A. Loveridge. 1942. *Scientific Results of a fourth Expedition to forestea Areas in East Central Africa. Bull.* Mus. Comp. Zool. Harvard, 89 (4): 147—214.

ELLERMAN, J. R. 1940. *The families and genera of Living Rodents.* London.

GRASSÉ, P. 1955. *Traité de Zoologie, Mammifères,* T. 17 fasc. II, Masson, Paris.

GYLDENSTOLPE, N. 1928. *Zoological Results of the Swedisch Expedition to Central Africa,* 1921. Vertebrata 5, *Mammals from the Birunga Volcanoes.* Arkiv f. Zool. K. Svenska Ve. Akad., 20 A (4): 1—76.

HOLLISTER, N. 1919. *East African Mammals in the United States National Museum,* part II, U. S. Nat. Mus. Bull., 99: 1—175.

LÖNNBERG, E. and N. GYLDENSTOLPE. 1925. *Zoological results of the Swedish Expedition to Central Africa,* 1921. Vertebrata 2, *Preliminary diagnoses of seven new Mammals.* Ark. Zool. Stockholm, 17 B (5): 1—6.

MISONNE, X. 1963. *Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines.* Explor. Parc Nat. Albert, 14: 1—164.

RAHM, U. 1960. *Note sur le Régime alimentaire de l'Effraie, Tyto alba au Kivu, Congo.* Le Gerfaut, fasc. IV: 461—463.

— 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Tachyoryctes ruandae* (Rodentia. Rhizomyidae). Rev. Suisse Zool., 76: 695—702.

ROOSEVELT, T. 1910. *African Game Trails.* London.

SCHOUTEDEN, H. 1947. *De Zoogdieren van Belgisch-Congo en van Ruanda- Urundi.* Ann. Musée Congo Belge, sér. II+III: 1—576.

N° 27. G. Ryffel und R. Weber. — Kennzeichnung der RNS aus verschiedenen Organen von Xenopuslarven und ihre Beeinflussung durch Thyroxin.[1] (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Abteilung für Zellbiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

1. Einleitung

Die Metamorphose der Anurenlarve ist ein bekanntes Beispiel für die hormonelle Steuerung von Entwicklungsprozessen. Unter dem Einfluss der Schilddrüsenhormone werden im larvalen Organismus tiefgreifende morphologische und physiologische Veränderungen ausgelöst, wobei gleichzeitig der Übergang vom Wasser- zum Landleben vollzogen wird. Da die dabei auftretenden Neubildungen mit der Abgabe von neuer genetischer Information verknüpft sein müssen, ist die Metamorphose für die Untersuchung der hormonellen Kontrolle der Genexpression von erheblichem Interesse (Zusammenfassung z.B. in Weber, 1967).

In den letzten Jahren ist die Wirkung von Schilddrüsenhormonen auf die RNS-Synthese mehrfach eingehend untersucht worden. Die Ergebnisse dieser Arbeiten, die sich vorwiegend auf Befunde an Lebergewebe stützen, lassen sich dahin zusammenfassen, dass unter Hormoneinfluss zunächst eine Stimulation des RNS-Umsatzes und erst später eine gesteigerte Synthese von zellspezifischen Proteinen beobachtet wird (Zusammenfassungen: Cohen 1970, Frieden 1967, Tata 1969). Da die Frühwirkung des Hormons in einer überwiegenden Synthese von r-RNS [2] besteht, ist es mit den bisher verwendeten Fraktionierungsmethoden nicht gelungen, das Auftreten allfälliger m-RNS-Fraktionen eindeutig nachzuweisen.

Die vorliegende Arbeit verfolgte daher das Ziel, die aus verschiedenen Geweben von Xenopuslarven extrahierte RNS mit Hilfe der viel leistungsfähigeren Polyacrylamid-Elektrophorese darzustellen und in orientierenden Versuchen die Wirkung von Thyroxin auf das RNS-Muster zu prüfen.

---

[1] Die Arbeit wurde vom Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und von der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Universität Bern unterstützt.

Wir danken Herrn Dr. E. Kubli und Herrn H. Weideli (Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich) für die sehr nützliche Anleitung bei der Extraktion und Auftrennung der RNS. Herrn PD Dr. C. Schlatter (Gerichtlich-medizinisches Institut der Universität Bern) danken wir für die hilfreiche Beratung bei den Markierungsversuchen.

[2] Es wurden folgende Abkürzungen verwendet: r-RNS = ribosomale Ribonukleinsäure, t-RNS = transfer RNS, m-RNS = messenger RNS, pre-r-RNS = Vorläufer der r-RNS, M-r-RNS = mitochondriale r-RNS.

2. Material und Methoden

2.1. *Vorbehandlung der Tiere.*

Als Versuchstiere dienten Xenopuslarven vom Prometamorphose-Stadium 56 und 57 (nach Nieuwkoop und Faber, 1956). Für jedes Experiment wurden Tiere aus derselben Ablage verwendet. Um die Metamorphose vorzeitig auszulösen, wurden 10^{-9} Mol/g Körpergewicht L-Thyroxin (Na-salz, Fluka, Buchs, Schweiz) in einer Verdünnung von 1:10 000 in 0,01 n NaOH intraperitoneal injiziert. Die Kontrollen erhielten ein entsprechendes Volumen Wasser. Zur Darstellung der neusynthetisierten RNS wurde eine isotonische $Na_2{}^{32}PO_4$-Lösung (^{32}P-Injection B.P., Radiochemical Centre, Amersham, England) gespritzt. Zur Injektion von Thyroxin und $^{32}PO_4$ wurden die Larven in MS 222 1:7 000 (Sandoz, Basel, Schweiz) narkotisiert. Während des Versuches wurden die Tiere nicht gefüttert und das Wasser nicht gewechselt. In einigen späteren Versuchen wurden Larven verwendet, die ab Stadium 56 während drei Wochen in Thioharnstoff-Lösung (400 mg/1) gehalten wurden. Bei solchermassen behandelten Larven unterbleibt die Ausschüttung von endogenem Thyroxin und damit auch die Metamorphose. Im Vergleich zu normalen Larven sind die Tiere jedoch ungefähr dreimal so schwer.

2.2 *Extraktion der RNS.*

Die Methode beruht auf derjenigen von Weideli und Mitarb. (1969) und wurde nach einigen Angaben von Kirby (1967) abgeändert.

Die Hinterbeine, ein ventrales Stück der Schwanzbasis (vorwiegend Skelettmuskulatur), die Leber und das Gehirn von 10 bis 20 Larven wurden herauspräpariert, sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren und bis zur Extraktion mit Trockeneis gekühlt aufbewahrt. Die verschiedenen Gewebe (100-200 mg) wurden anschliessend in 5 ml Lösung I (0,1 m Na-acetat pH5; 0,1 m NaCl; 10^{-4} m $MgCl_2$; 10^{-4} m $MnCl_2$; 0,5% Na-dodecylsulfat; 10 µg/ml Polyvinylsulfat, Serva, Heidelberg, Deutschland; 500 µg/ml Bentonit, Serva) mit einem Teflon-Homogenisator bei 0°C aufgeschlossen und zweimal 15 min bei Zimmertemperatur mit 5 ml Phenol-Kresol-Mischung (500 g frisch destilliertes Phenol; 70 g farbloses m-Kresol puriss. p.a. Fluka, Buchs, Schweiz; 125 ml A. dest.; 0,5 g 8-Hydroxychinolin puriss. p.a. Fluka) extrahiert. Die 2. Extraktion wurde in 0,5 m NaCl durchgeführt. Aus der wässrigen Phase wurden die Nukleinsäuren mit 1/10 Volumen 1 m Na-acetat und 2,5 Volumen Alkohol über Nacht bei —20°C ausgefällt. Der sedimentierte Niederschlag wurde in 5 ml Lösung II (0,01 m Na-acetat pH 5; 0,05 m NaCl; 10^{-4} m $MgCl_2$; 2 µg/ml Polyvinylsulfat mit 100 µg DNase I (DN-C, Sigma, St.-Louis, USA) 30 min bei 25°C inkubiert

und anschliessend wieder zweimal mit Phenol-Kresol-Mischung und 0,5 m NaCl extrahiert. Die nochmals ausgefällte RNS (—20°C, 4—6 h) wurde in 1 ml Lösung II aufgenommen und 2 h gegen dieselbe Lösung dialysiert. Die gereinigte RNS wurde schliesslich ausgefällt und bis zur Weiterverarbeitung bei —20°C aufbewahrt.

2.3. *Auftrennung der RNS im Polyacrylamidgel.*

Die RNS wurde nach den Angaben von WEIDELI und MITARB. (1969) im Polyacrylamidgel aufgetrennt. Es handelt sich dabei um das schon von GROSSBACH und WEINSTEIN (1968) beschriebene Gel, das aus zwei Schichten mit unterschiedlicher Acrylamidkonzentration (2,6 und 7% je 3 cm) aufgebaut ist. Das Acrylamid (purum, Fluka, Buchs, Schweiz) und das N,N', Methylen-bis-acrylamid (pract., Fluka) wurde vor Gebrauch nach der Anleitung von LOENING (1967) umkristallisiert. Im Verlaufe unserer Untersuchungen wurden anstelle von Glasröhrchen (Durchmesser 3 mm bzw. 5 mm) Röhrchen aus Plexiglas verwendet, so dass ein Verstärken des 2,6%igen Gels mit 0,5% Agarose (Behringwerke, Marburg Lahn, Deutschland) nicht mehr notwendig war. Der Verzicht auf die Agaroseverstärkung hatte den Vorteil, dass das früher stets beobachtete Liegenbleiben eines erheblichen Anteils der RNS am Start (*Abb. 3*) vermieden werden konnte. Die Gele wurden in 15%iger Essigsäure und 1% Lanthan-acetat fixiert und mit Gallocyanin-Chromalaun gefärbt.

2.4. *Messung der Radioaktivität.*

Die Radioaktivität des ^{32}P wurde in einem Flüssigkeits-Scintillationszähler (LS 233 Beckman) in 10 ml Scintillatorlösung (900 ml Toluol; 180 ml Metanol; 3,6 g PPO, 2,5-Diphenyloxazole, Beckman Instruments International, Genf, Schweiz) gemessen. Um die Verteilung von $^{32}PO_4$ in die verschiedenen RNS-Fraktionen zu bestimmen, wurden die gefärbten Gele mit Trockeneis eingefroren, zwischen zwei Kämmen in gleiche Stücke zerschnitten und direkt in 10 ml Scintillator bei einer Zählausbeute von mindestens 85% gemessen.

2.5. *Zonenzentrifugation der RNS.*

Die linearen Saccharosegradienten wurden mit einem „Density Gradient Former“ (Beckman) hergestellt. Die RNS-Lösung wurde in einem 17 ml 5—20% igen Saccharosegradienten (0,1 m Na-acetat pH5; 0,05 m NaCl) im SW 27 Rotor einer „Spinco Ultrazentrifuge“ 18 h bei 4°C und 25 000 rpm zentrifugiert. Die Gradienten wurden mit einem „Buchler Densiflow“ (Buchler Instruments, New Jersey, USA) in 0,4 ml Fraktionen zerlegt und deren Extinktion bei 260 nm gemessen. Vor der elektrophoretischen Auftrennung wurden die im Dichtegradienten erhaltenen Fraktionen mit 2,5 Volumenteilen Alkohol ausgefällt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. *Das RNS-Muster in verschiedenen Organen.*

Die mittels Polyacrylamid-Elektrophorese erzielte Auftrennung von RNS-Fraktionen ist in *Abb. 1* am Beispiel eines Extrakts aus Hinterbeinen dargestellt. Massgebend für die Auftrennung der Fraktionen sind Unterschiede im Mole-

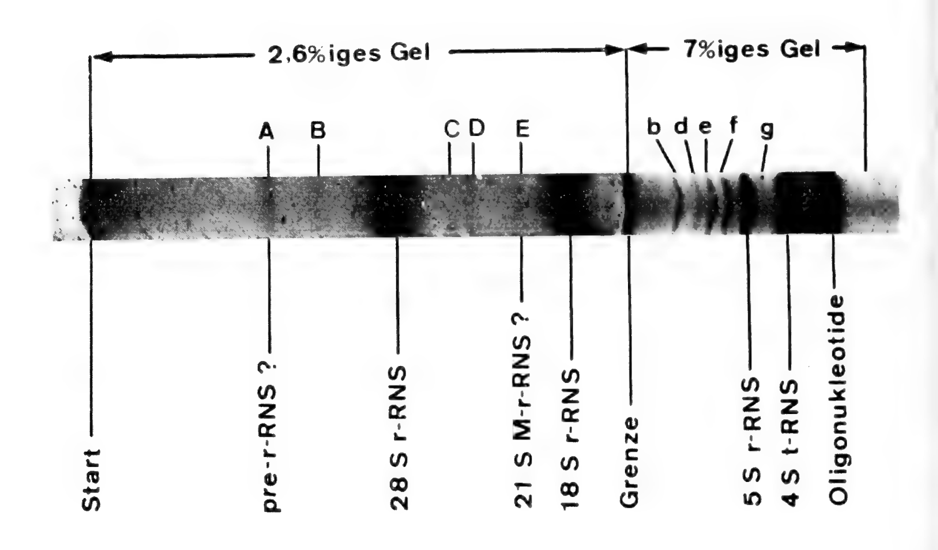


Abb. 1.

Das RNS-Muster von Xenopuslarven.

50 μg RNS aus dem Hinterbein (Stadium 57) wurde in einem 2,6 und 7% igen Gel ohne Agaroseverstärkung aufgetrennt.

kulargewicht. Dementsprechend wandern die niedermolekularen RNS-Arten weit und werden im 7%igen Gel gefunden, in welchem die Frontfaktion mit Nukleotiden und Oligonukleotiden, die 4 S t-RNS und die 5 S r-RNS als Hauptbanden zu erkennen sind. Die hochmolekularen 18 S und 28 S r-RNS sind dagegen im 2,6%igen Gel lokalisiert. Neben diesen Hauptfraktionen, die aufgrund der Angaben verschiedener Autoren (z.B. Weideli et al., 1969, Grossbach und Weinstein 1968) eindeutig charakterisiert werden können, treten im 7%igen Gel regelmässig 5, oft sogar 7 und im 2,6%igen Gel noch mindestens 5 kleine RNS-Fraktionen als schwache Banden auf.

Da bei der RNS das Verhältnis von Ladung zu Masse konstant ist, kann das Molekulargewicht von unbekannten Fraktionen ermittelt werden (Loening

1968; Peacock und Dingman, 1968; Bishop et al., 1968). Es besteht nämlich zwischen der Laufstrecke im Gel und dem Logarithmus des Molekulargewichts eine lineare Beziehung. Wir haben daher versucht, die Molekulargewichte der einzelnen Banden aufgrund dieser Gesetzmässigkeit abzuschätzen. Als Vergleichswerte dienten im 2,6%igen Gel die 18 S und 28 S r-RNS mit einem Molekulargewicht von 0,7 bzw. $1{,}51 \times 10^6$ (Loening, 1968) und im 7%igen Gel die 4 S t-RNS vom Molekulargewicht 25 000 (Davidson, 1969) bzw. die 5 S r-RNS, die, da sie aus 120 Nukleotiden besteht (Harbers, 1969), ein Molekulargewicht von 38 000 besitzen muss. Die erhaltenen Werte sind in *Tabelle 1* dargestellt. Über die

Tab. I

Molekulargewichte der verschiedenen RNS-Fraktionen aus Xenopus-Gewebe

Bande	Molekulargewicht (10^3) Mittelwert ± s.e.	N
A (pre-r-RNS ?)	2620 ± 45	10
B	2190 ± 25	11
28 S r-RNS	1510 [1])	
C	1265 ± 15	12
D	1130 ± 9	11
E (21 S M-r-RNS ?)	900 ± 6	12
18 S r-RNS	700 [1])	
a*	106 ± 3,1	4
b	80 ± 2,2	2
c**	73 ± 2,5	2
d	64 ± 1,1	2
e	55 ± 0,7	8
f	47 ± 0,5	8
5 S r-RNS	38 [2])	
g	34 ± 0,3	6
4 S t-RNS	25 [3])	

* nur in der Leber nachweisbar. ** nicht regelmässig vorhanden.

Die Werte stammen aus mehreren (=N) voneinander unabhängigen Extraktionen aus dem Gehirn, der Leber, den Hinterbeinen und dem Schwanz. Bezugswerte: 1) nach Loening, 1968; 2) nach Davidson, 1969; 3) nach Harbers, 1969.

Bedeutung der nachgewiesenen RNS-Fraktionen sind zur Zeit folgende Aussagen möglich: Es ist bekannt, dass die 18 S und 28 S r-RNS aus einem gemeinsamen Vorläufer entstehen, der nach Loening (1969) bei *Xenopus* ein Molekulargewicht von $2{,}5\text{-}2{,}6 \times 10^6$ aufweist. Infolgedessen könnte die A-Bande, die nach unseren Bestimmungen ein Molekulargewicht von ungefähr $2{,}6 \times 10^6$ hat, den nur in den Nukleolen vorkommenden Vorläufer der r-RNS darstellen. Diese Vermutung wird gestützt durch den Befund, wonach bei kurzfristiger Markierung (12 h) diese Bande im Vergleich zur 28 S und 18 S r-RNS stark markiert ist, was nach langfristiger Markierung (48 h) nicht mehr der Fall ist *(Abb. 2)*. Die nach kur-

fristiger Markierung oberhalb der A-Bande liegende Radioaktivität stellt vermutlich die „heterogeneous nuclear RNA“ (WEINBERG et al., 1969) dar. Die von DAWID (1970) an *Xenopus*-Mitochondrien ermittelten Molekulargewichte für die 13 S bzw. 21 S r-RNS von 3,5-4 $\times$ 10^5 bzw. 9,5 $\times$ 10^5 lassen vermuten, dass die E-Fraktion mit dem Molekulargewicht von ungefähr 9 $\times$ 10^5 die 21 S M-r-RNS anzeigt. Die 13 S Komponente wäre in der Grenzfraktion zum 7%igen Gel zu erwarten.

Angesichts der Befunde von EGYHAZY und MITARB. (1969) sowie BURDON und CLASON (1969), wonach auch die t-RNS aus Vorläufern mit unterschiedlicher Wanderungsgeschwindigkeit im Polyacrylamidgel hervorgehen, ist es möglich, dass einzelne Banden im niedermolekularen Bereich solche Vorstufen darstellen.

Die Lokalisation von m-RNS im Polyacrylamidgel ist nicht möglich, da sie nur einen kleinen Anteil der Gesamt-RNS ausmacht und wohl in der Regel eine heterogene Fraktion darstellt. Man kann nur aufgrund des Molekulargewichts die ungefähre Lage angeben. Wenn man ein Molekulargewicht von 500 000 annimmt, so wäre sie an der Grenze zum 7%igen Gel zu erwarten. Kleinere m-RNS Moleküle könnten sogar noch ins untere Gel eindringen.

Neben den 3 erwähnten RNS-Typen (r-RNS, t-RNS und m-RNS), deren Funktion weitgehend bekannt ist, kennt man heute noch andere RNS-Fraktionen. Zum Teil schreibt man diesen Fraktionen regulatorische Funktionen zu. Der Nachweis solcher RNS-Arten, wie sie z.B. von BRITTEN und DAVIDSON (1969) in einem Modell der Transkriptionskontrolle bei höheren Organismen postuliert werden, wäre natürlich für das Verständnis des Wirkungsmechanismus der Hormone besonders aufschlussreich.

Unsere bisherigen Befunde über die Auftrennungen der RNS aus Hinterbeinen, dem Schwanz, der Leber und dem Gehirn zeigen, dass nur geringe organspezifische Unterschiede im RNS-Muster bestehen. So konnte die a-Bande stets nur bei der aus der Leber extrahierten RNS nachgewiesen werden.

3.2. *Kennzeichnung der mittels Elektrophorese aufgefundenen Banden durch Zonenzentrifugation*

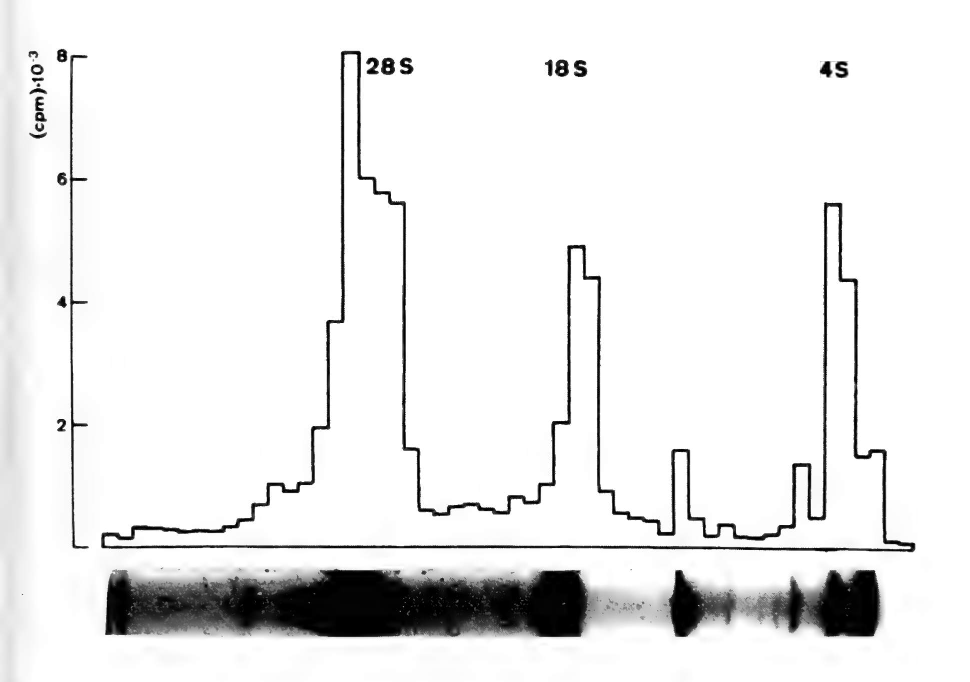
Um die Elektrophorese-Banden etwas näher zu kennzeichnen, wurde die extrahierte RNS vor der Elektrophorese durch Zonenzentrifugation in 3 verschiedene Fraktionen aufgetrennt (Abb. 3). Werden diese 3 Fraktionen der Polyacrylamid-Elektrophorese unterworfen, so findet man in jeder Fraktion des

---

ABB. 2.

Der Einbau von $^{32}PO_4$ in die RNS von Xenopus-Leber.
Je 5 Thioharnstofftieren wurde 12 h (oben) bzw. 48 h (unten) vor Extraktion der RNS 40 μ Ci $^{32}PO^4$ injiziert. 50 μg RNS aus der Leber wurden in einem 2,6 und 7 % igen Gel ohne Agaroseverstärkung aufgetrennt und das eingebaute $^{32}PO_4$ bestimmt (Gele nicht vollständig entfärbt).

(cpm)·10⁻³
0,4
0,3
0,2
0,1
690
4S
pre-r-RNS? 28 S
18 S



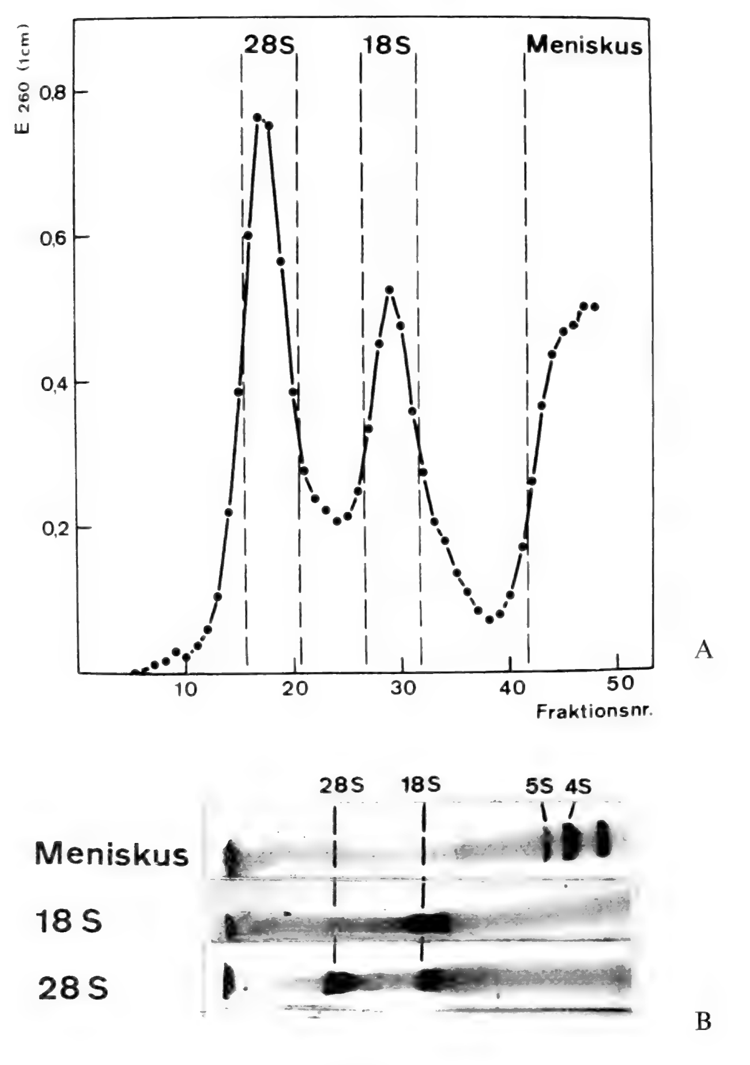


Abb. 3.

Elektrophoretische Analyse der RNS-Fraktionen aus dem Saccharosegradienten.

A) Im Saccharosegradienten (5—20%) erzielte Auftrennung von 400 μg RNS aus Hinterbeinen von Larven vom Stadium 57.

B) Elektrophoretische Auftrennung von je 13 μg RNS aus der 28 S, 18 S bzw. Meniskus-Fraktion des Dichtegradienten (2,6 und 7% iges Gel mit 0,5% Agarose).

Gradienten einzelne der im Totalextrakt nachweisbaren Banden wieder. Die 28 S-Fraktion des Dichtegradienten ergibt neben der erwarteten 28 S-Bande noch Anteile in der 18 S-Bande und in der Grenzfraktion. Das Entsprechende gilt für die 18 S-Fraktion des Dichtegradienten. Die Auftrennung der RNS durch Zonenzentrifugation ist somit nicht vollständig. Im meniskusnahen Bereich des

Gradienten sind sämtliche niedermolekularen Banden des 7 %igen Gels vorhanden. Diese Fraktion verhält sich also bei der Zentrifugation genau so, wie es von kleineren Molekülen zu erwarten ist.

3.3. *Der Einfluss von Thyroxin auf die RNS-Synthese in verschiedenen Organen.*

Um die unter Thyroxineinfluss neu synthetisierte RNS erfassen zu können, wurde sowohl den Kontrollen als auch den mit Thyroxin behandelten Larven

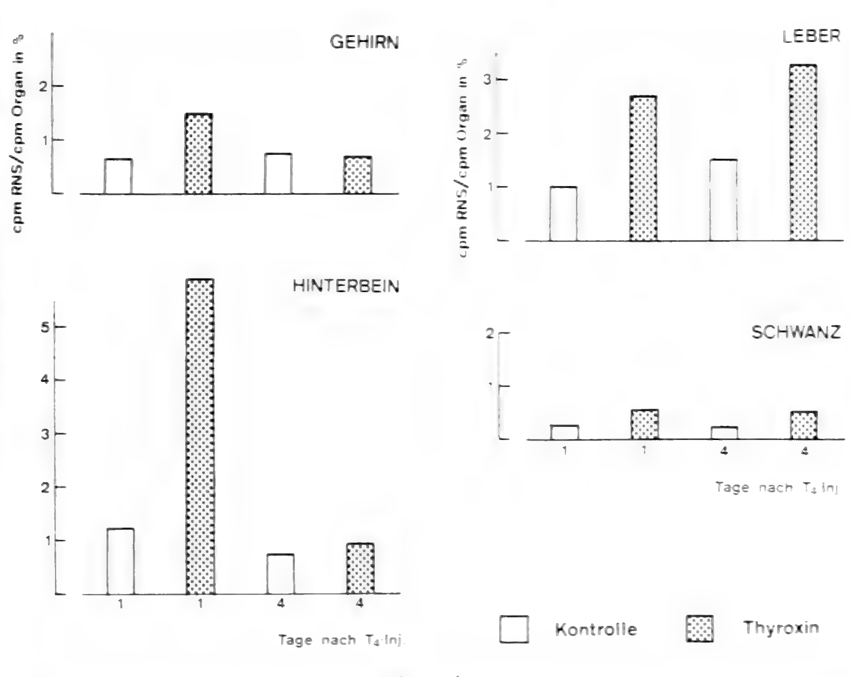


ABB. 4.

Der Einfluss von Thyroxin auf die Markierung der Gesamt-RNS in verschiedenen Organen von Xenopuslarven.
Je 15 Larven (Stadium 56) wurde 1 Tag bzw. 4 Tage vor Extraktion der RNS Thyroxin (T4, 10^{-9} Mol/g Körpergewicht) injiziert. 12 h vor Extraktion erhielten alle Larven 10 μCi $^{32}PO^{4}$. Der prozentuale Einbau diente als Mass für die RNS-Synthese.

12 h vor Extraktion der RNS die gleiche Menge $^{32}PO_4$ injiziert. Als Mass für die RNS-Synthese diente der prozentuale Einbau des Tracers in die RNS, der angibt, wieviel Prozent der Gesamtaktivität im Organ in die RNS eingebaut ist. Auf diese Weise konnte die etwas unterschiedliche PO_4-Aufnahme der Gewebe berücksichtigt werden. Wie aus unseren ersten vorläufigen Resultaten (*Abb. 4*) hervorgeht, bewirkt Thyroxin bereits nach 24 h in sämtlichen untersuchten Organen einen gegenüber der Kontrolle erhöhten Einbau von $^{32}PO_4$ in die RNS. Während sich dieser Einbau im Gehirn, der Leber und dem Schwanz verdoppelt, steigt er in den Hinterbeinen um das 4—5 fache an. Diese starke Zunahme der

Synthese in den Hinterbeinen, wie sie auch schon STADLER (1971) fand, is besonders bemerkenswert, da ja gerade diese Organe am empfindlichsten au Thyroxin ansprechen (MOSER, 1950).

Am 4. Tag nach Hormongabe ist der prozentuale Einbau und damit di RNS-Synthese im Gehirn und den Hinterbeinen wieder gleich wie bei der Kon trolle. Im Schwanz und in der Leber ist sie dagegen immer noch erhöht. Zu diesen späteren Zeitpunkt weisen die Organe also quantitative Unterschiede in de Beeinflussung der RNS-Synthese auf. Die Tatsache, dass die RNS-Synthese in Schwanz auch noch nach 4-tägiger Behandlung mit Thyroxin stimuliert ist steht im Widerspruch zu den Ergebnissen von FINAMORE und FRIEDEN (1960) die an *Rana grylio* zeigten, dass die RNS-Synthese im Schwanz 3 Tage nacl Trijodothyronin-Injektion gehemmt ist.

Die ersten Ergebnisse der Markierungsversuche lassen vermuten, dass da Hormon in allen untersuchten Organen unabhängig von ihrer morphogenetische Reaktion die Synthese sämtlicher elektrophoretisch fassbaren RNS-Fraktione stimuliert, wie es von Tata (1967) sowie NAKAGAWA und MITARB (1967) für di Hauptfraktionen von RNS der Kaulquappen-Leber beschrieben wurde. Infol gedessen ist anzunehmen, dass die Expression der Metamorphosereaktione bei Kaulquappen nicht nur von der Transkription zellspezifischer m-RNS sondern ebensosehr von der Transkription anderer RNS-Arten, wie r-RNS un t-RNS, abhängig ist.

SUMMARY

1. RNA extracted from brain, liver, hind limbs and tail muscle of prometa morphic *Xenopus* larvae has been separated by polyacrylamide gel electrophoresi into more than 15 fractions. The RNA patterns obtained from the differen tissues are highly reproducible and almost identical, except for a minor fractio which seems to be specific to liver.

2. Identifications and molecular weights of the RNA fractions obtaine from the four different organs are given.

3. 24 and 96 hours after administration of thyroxine no qualitative change in the RNA pattern are observed. Preliminary data of $^{32}PO_4$ labelling experiment indicate that synthesis of all RNA fractions is stimulated by the hormone, bu that there exist tissue-specific differences in the extent and time course of th stimulatory effect.

RÉSUMÉ

1. L'ARN isolé du cerveau, du foie, des pattes postérieures et du muscle d la queue de têtards de *Xenopus*, au stade de la prométamorphose, a été sépar

n plus de 15 fractions par électrophorèse sur gel de polyacrylamide. La distri-
ution des fractions d'ARN s'est montrée très semblable et reproductible pour
s tissus étudiés, seul le foie semble contenir une fraction spécifique.

2. L'identification et les poids moléculaires sont donnés pour les fractions
'ARN des quatre tissus.

3. Après traitement à la thyroxine pendant 24 et 96 heures, il n'y a pas de
hangements qualitatifs dans la distribution des fractions d'ARN. Des essais
réliminaires au marquage de $^{32}PO_4$ démontrent que la synthèse de toutes les
actions d'ARN est stimulée par la thyroxine et que le degré et la durée de la
imulation varient selon le tissu.

LITERATURVERZEICHNIS

ISHOP, D. H. L., J. R. CLAYBROOK and S. SPIEGELMAN. 1967. *Electrophoretic separation of viral nucleic acids on polyacrylamide gels.* J. Mol. Biol. 26: 373—387.

RITTEN, R. J. and E. H. DAVIDSON. 1969. *Gene regulation for higher cells: A theory.* Science 165: 349—358.

URDON, R. H. and A. E. CLASON. 1969. *Intracellular location and molecular characteristic of tumour cell transfer RNA precursor.* J. Mol. Biol. 39: 113—124.

OHEN, P. P. 1970. *Biochemical differentiation during amphibian metamorphosis.* Science 168: 533—543.

AVIDSON, J. N. 1969. *The biochemistry of the nucleic acids.* London: Methuen, 6th edition.

AWID, I. B. 1970. *The nature of mitochondrial RNA in oocytes of Xenopus laevis and its relation to mitochondrial DNA.* In: *Control of organelle development* (P. L. Miller ed.), Cambridge: University Press.

GYHAZI, E., B. DANEHOLT, J.-E. EDSTROM, B. LAMBERT and U. RINGBORG. 1969. *Low molecular weight RNA in cell components of Chironomus tentans salivary glands.* J. Mol. Biol. 44: 517—532.

INAMORE, F. J. and E. FRIEDEN. 1960. *Nucleic acids and induced amphibian metamorphosis.* J. Biol. Chem. 235: 1751—1755.

RIEDEN, E. 1967. *Thyroid hormones and the biochemistry of amphibian metamorphosis.* Recent Progr. Hormone Res. 23: 139.

ROSSBACH, U. and I. B. WEINSTEIN. 1968. *Separation of ribonucleic acids by polyacrylamide gel electrophoresis.* Anal. Biochem. 22: 311—320.

IARBERS, E. 1969. *Nukleinsäuren.* Stuttgart: Thieme.

IRBY, K. S. 1967. *Isolation of nucleic acids with phenolic solvents.* In: *Methods in Enzymology* (L. Grossman and K. Moldave. eds.) vol. XII B, p. 87—99. New York: Academic Press.

OENING, U. E. 1967. *The fractionation of high molecular weight ribonucleic acid by polyacrylamide gel electrophoresis.* Biochem. J. 102: 251—257.

— 1968. *Molecular weights of ribosomal RNA in relation to evolution.* J. Mol. Biol. 38: 355—365.

LOENING, U. E., K. W. JONES and M. L. BIRNSTIEL. 1969. *Properties of the ribosoma RNA precursor in Xenopus laevis; comparison to the precursor in mam mals and in plants.* J. Mol. Biol. 45: 353—366.

MOSER, H. 1950. *Ein Beitrag zur Analyse der Thyroxinwirkung im Kaulquappenversuc und zur Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft de Metamorphose-Reaktionssystems.* Rev. suisse Zool. 57, Suppl. 1: 1—144

NAKAGAWA, H. and P. P. COHEN. 1967. *Studies on ribonucleic acids synthesis in tadpol liver during metamorphosis induced by thyroxine: II Analysis of ribo nucleic acid fractions.* J. Biol. Chem. 242: 642—649.

NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)* Amsterdam: North Holland.

PEACOCK, A. C. and C. W. DINGMAN. 1968. *Molecular weights estimation and separatio of ribonucleic acid by electrophoresis in agarose-acrylamide composit gels.* Biochemistry 7: 668—674.

STADLER, H. 1971. *Autoradiographische Untersuchungen über die Frühwirkung vo Thyroxin auf die RNS-Synthese in verschiedenen Geweben von Xenopus Larven.* Z. Zellforsch. 117: 118-138.

TATA, J. R. 1967. *The formation, distribution and function of ribosomes and microsoma membranes during induced amphibian metamorphosis.* Biochem. J. 105 783—801.

— 1969. *Hormonal control of protein synthesis.* Scient. Basis Med. Ann. Rev. 112—132

WEBER, R. 1967: *Biochemistry of amphibian metamorphosis.* In: *The biochemistry o animal development* (R. Weber, ed.) vol. II: 227—301. New York Academic Press.

WEIDELI, H., E. KUBLI und P. S. CHEN. 1969. *RNS-Synthese bei Drosophilalarven* Rev. suisse Zool. 76: 788—797.

WEINBERG, R., C. VESCO and S. Penman. 1969. *New types of RNA in Hela cells.* Ann Embryol. Morph., Suppl. 1: 63—80.

N° 28. **N. Schönenberger** et **H. C. Lane**. — Quelques données sur le cordon nerveux digital alaire des Megachiroptères *(Rousettus aegyptiacus* et *Pteropus giganteus)*[1]. (Avec 4 figures)

Il n'existe que peu de travaux concernant le système nerveux périphérique dans l'aile des chauve-souris. (CAPANNA, 1965; LANE et HUGGEL, 1969; PERISTIANY LANE et HUGGEL, 1969; WEIDEMANN, 1955, etc.).

Certains auteurs ont expliqué la régulation de l'activité de la veine digitale par des processus locaux et mettaient en doute l'innervation de ce vaisseau.

[1] Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique, n° 5082/3

(MISLIN, 1951, 1966) a révélé au moyen des techniques argyrophiles des fibres nerveuses au niveau de l'artère et de la veine. Les fibres vasomotrices jouent un rôle dans la régulation du diamètre artériel, mais, d'après cet auteur, n'agissent pas sur les veines pulsatiles.

Le présent travail consiste à étudier la composition des faisceaux nerveux situés entre l'artère et la veine qui cheminent de chaque côté des métacarpes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le complexe neuro-vasculaire digital alaire provient de *Rousettus* et *Pteropus* pour la microscopie optique et de *Rousettus* pour la microscopie électronique.

Microscopie optique :

Le tissu provient d'un animal fraîchement abattu. L'aile est étalée en décubitus dorsal et une incision est pratiquée le long de chaque métacarpe. Une fois que l'os est enlevé, le tissu est excisé et fixé au formol neutre 10% (LOYEZ (GABE, 1968) et AZAN DE HEIDENHAIN (GABE, 1968), ou à l'alcool-acide (GLADDEN, 1970), ou le tissu est lyophilisé (FALCK et OWMANS, 1965), ou encore le tissu est congelé pour être sectionné au cryostat de Bright's.

Microscopie électronique :

Un animal est endormi au Nembutal 40 mg/kg i.p. L'artère et la veine au niveau du radius sont canulés et l'aile est vidée de son sang par perfusion avec une solution physiologique tamponnée à pH 7,2. La solution physiologique est ensuite remplacée par le fixateur de KARNOWSKY (1965), tamponné au cacodylate de sodium. Le complexe neuro-vasculaire est alors excisé et la fixation est poursuivie. Le tissu est post-fixé au tétroxyde d'osmium, tamponné au cacodylate de sodium, enrobé au Durcupan (Fluka) et sectionné au microtome Porter-Blum. Les coupes sont alors colorées au citrate de Plomb (VENABLE et GOGGESHALL, 1965) et observées au microscope électronique Hitachi.

RÉSULTATS

Dans le tissu conjonctif du complexe neuro-vasculaire se trouvent l'artère et la veine. Entre les deux vaisseaux se situent les faisceaux nerveux au nombre de 6 à 12 selon le niveau du métacarpe. Le faisceau est constitué d'une gaine — le périnèvre — entourant les fibres nerveuses et diverses cellules dans un tissu de soutien — l'endonèvre. Les faisceaux contiennent des fibres nerveuses dont la grande majorité sont des axones avec leur gaine de Schwann myélinisée (fig. 2). En plus de ces fibres myélinisées se trouvent d'autres structures cytoplasmiques

non déterminables en microscopie optique. En coupe longitudinale, les fibres myélinisées présentent leurs nœuds de Ranvier. Au moyen de la méthode de Gladden, les fibres nerveuses apparaissent clairement tandis que les gaines de myéline sont aperçues comme des ombres entourant les axones (fig. 1). Les fibres myélinisées mesurent de 2,0 à 3,5 microns de diamètre pour les axones, et, avec leur gaine, elles mesurent de 3,5 à 7,1 microns de diamètre. En microscopie optique, il n'est pas possible pour l'instant, de déceler les tissus nerveux non myélinisés des autres structures cytoplasmiques. Ces structures non définissables en microscopie optique se composent entre autres de fibres non myélinisées avec leur gaine de Schwann et de capillaires (fig. 3).

A l'extérieur du périnèvre se trouvent des artérioles et des veinules. Entre les faisceaux, vus au moyen de la méthode de Falck et Owmans, se trouvent des fibres adrénergiques qui se dirigent, entre autres, vers les parois vasculaires. Les faisceaux donnent naissance à des fibres adrénergiques qui innervent la musculature volontaire de l'aile ainsi que les vaisseaux. Les fibres cholinergiques, mises en évidence au moyen de la méthode de Gérébtzoff (1963), naissent des faisceaux nerveux et innervent non seulement les parois vasculaires (Lane et Huggel, 1969), mais encore les poils tactiles de la peau de l'aile.

En dehors des faisceaux nerveux, dans le conjonctif, se trouvent des fibres non-myélinisées (fig. 4) et des fibrocytes. Autour des parois vasculaires, ces mêmes fibrocytes sont vus en grande quantité.

Discussion

L'étude de la structure histologique des faisceaux nerveux associés avec l'artère et la veine digitale au niveau des métacarpes confirme la présence de fibres myélinisées et non-myélinisées. Certaines de ces fibres réagissent positivement pour les cholinestérases, ceci démontré par la méthode de Gérébtzoff.

Entre les faisceaux se trouvent, comme à l'intérieur de ces derniers, des fibres non-myélinisées. Au moyen de la méthode de Falck et Owmans, des fibres adrénergiques ont été localisées entre les faisceaux.

Etant donné que le sectionnement des faisceaux est accompagné d'une vasodilatation, d'une chronotropie et inotropie négatives dans une veine canulée et perfusée, (Peristiany, Lane et Huggel, 1969), on peut conclure de la présence de fibres motrices.

Ainsi, il existe une corrélation fonctionnelle entre les faisceaux nerveux à caractère double et les parois vasculaires.

Résumé

Le cordon nerveux qui se trouve entre l'artère et la veine digitale de l'aile des Megachiroptères, est formé de faisceaux compacts. Dans ces faisceaux, on trouve des fibres myélinisées et non myélinisées et des capillaires sanguins.

L'espace interfasciculaire entre l'artère et la veine contient, dans du tissu conjonctif (collagène, fibrocytes), des petits vaisseaux sanguins et des fibres nerveuses myélinisées et non myélinisées. Quelques-unes de ces fibres interfasciculaires réagissent positivement à la méthode histochimique des catécholamines.

Summary

The nerve bundle found between artery and vein on either side of the metacarpals in the bat wing are composed of fascicles. Each fascicle contains myelinated and non myelinated fibres. In these fascicles small capillaries are found.

Between the main nerve bundle and the artery and vein, interstitial tissue (collagen, fibrocytes) small blood vessels and myelinated and non myelinated nerve fibres are found. Some of these nerves react positively to an histochimical test for catecholamine.

Zusammenfassung

Der Hauptnervenstrang zwischen Flügelarterien und -venen von Megachiropteren setzt sich zusammen aus Nervenbündeln, die, neben einigen Blutkapillaren, myelinisierte und unmyelinisierte Nervenfasern enthalten.

Zwischen Hauptnervenstrang und Hauptblutgefässen finden sich neben Bindegewebe (Collagen, Fibrocyten usw.) und feinen Blutgefässen, myelinisierte und nicht myelinisierte Nervenfasern. Ein Teil dieser Fasern reagiert positiv auf histochemische Nachweismethoden für Catecholamin.

BIBLIOGRAPHIE

Capanna, E. et E. Beccari. 1965. *Osservazioni preliminari sull'innervazione del patagio alare dei Microchirotteri.* Acad. naz. Lincei. Ser. VIII, 39: 359-369.

Falck, B. et C. Owmans. 1965. *A detailed methological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic Monoamines.* Acta Univ. lund. Sect. III, 7: 5-23.

Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques.* Masson, Paris, 232 p.

— 1968. *Techniques histologiques.* Masson, Paris, 941 p.

GÉRÉBTZOFF, M. A. 1963. *Recherches histochimiques sur les acétylcholines et cholinestérases.* Acta anat. (Basel), 19: 166.

GLADDEN, M. H. 1970. *A modified pyridine-silver stain for teased preparations of motor and sensory nerve endings in skeletal muscle.* Stain Tech. 45: 161-164.

KARNOWSKY, M. J. 1963. *A formaldehyde-glutaraldehyse fixative of high osmolarity for use in electron microscopy.* J. Cell Biol. 27: 137A.

LANE, H. C. et H. J. HUGGEL. 1969. *L'innervation cholinergique de la veine et de l'artère alaire digitale de la chauve-souris. (Rousettus aegyptiacus).* J. Physiol. Paris. 61: 330-331.

MISLIN, M. 1951. *Der Einfluss von Serumfaktor und Herzmuskelextrakt (Recosen) au die Tätigkeit des Venenherzens (Chiroptera).* Experientia. 10: 385.

— 1966. *Zum Problem der Innervazion und Erregungsausbreitung in den activ pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera Pteropus vampyrus und Myotis myotis.* Rev. suisse Zool. 73: 534-547.

PERISTIANY, J. G., H. C. LANE et H. J. HUGGEL. 1969. *Analyse ionique du sérum de la chauve-souris (Rousettus aegyptiacus) et l'élaboration d'une solution physiologique (C.S.I.) pour la perfusion de la veine alaire digitale.* J. Physiol. 61: 370-371.

VENABLE, J. H. et R. COGGESHALL. 1965. *A simplified citrate stain for use in electron microscopy.* J. Cell Biol. 25: 407-408.

FIG. 1.

Coupe transversale d'un faisceau nerveux. 1410×. Les axones *(a)* se colorent fortement. Remarquer les gaines de myéline entourant les axones et le périnèvre *(p)* entourant le faisceau nerveux. Coloration de GLADDEN.

FIG. 2.

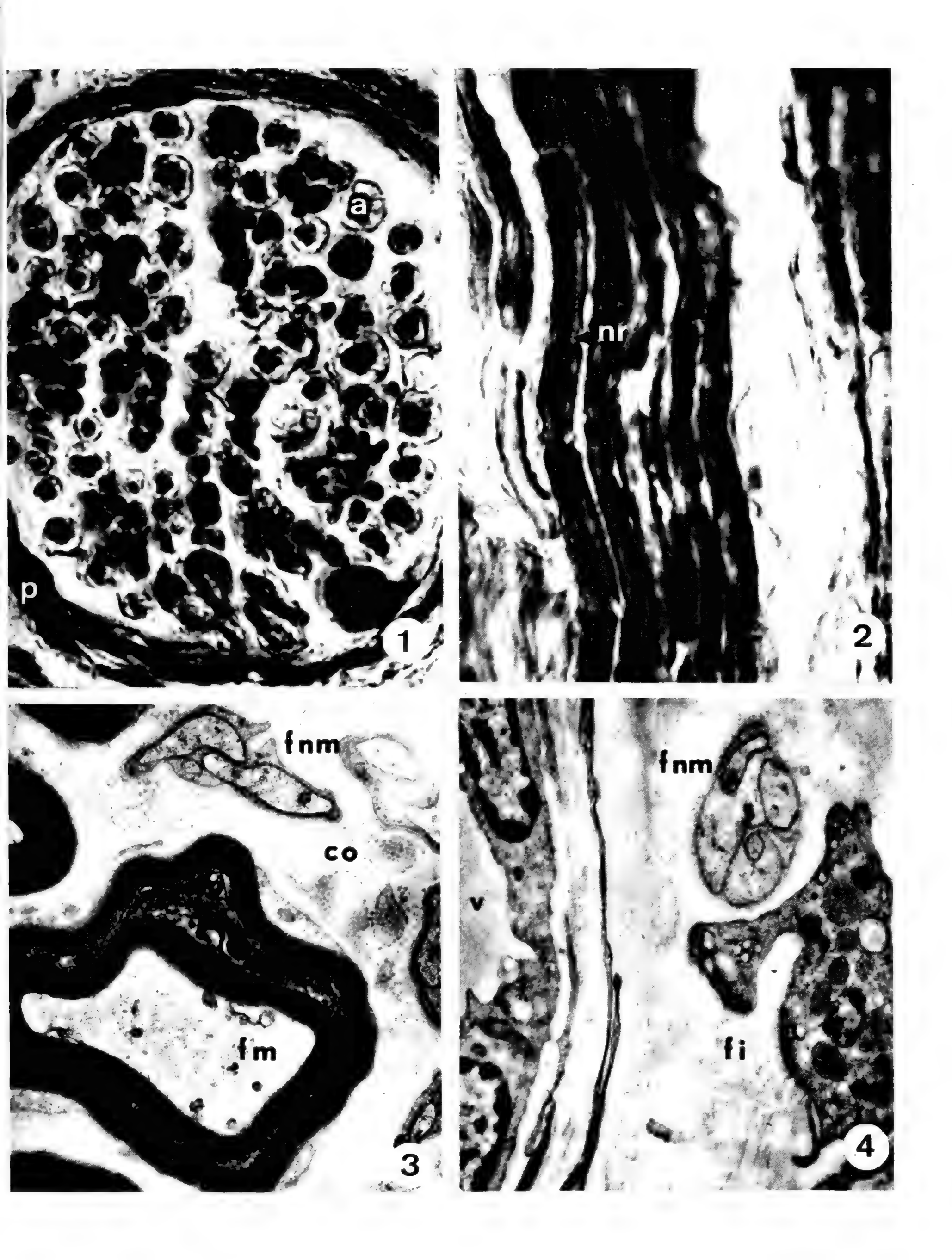
Coupe longitudinale d'un faisceau nerveux. 1410×. Fibres myélinisées. Remarquer les nœuds de Ranvier *(nr)*. Coloration de LOYEZ.

FIG. 3.

Photographie au microscope électronique d'une coupe transversale d'un faisceau nerveux. 15 000×. On trouve des fibres nerveuses myélinisées *(fm)* et non-myélinisées *(fnm)* et également des fibres collagènes *(co)*.

FIG. 4.

Photographie au microscope électronique d'une coupe transversale identique à la figure 3 mais à l'extérieur du faisceau. 12 000×. Remarquer le faisceau des fibres nerveuses non-myélinisées *(fnm)* et le fibrocyte *(fi)* à la périphérie du vaisseau *(v)*.


a
p
1
nr
2
fnm
co
fm
3
fnm
v
fi
4

N° 29. **H. C. Lane, N. Schönenberger** et **H. J. Huggel.** — Quelques données sur l'innervation de l'artère et de la veine digitales alaires des Megachiroptères *(Rousettus aegyptiacus* et *Pteropus giganteus)*[1]. (Avec 4 figures)

La structure des vaisseaux sanguins dans l'aile de la chauve-souris est peu connue. Puisque le territoire vasculaire dans l'aile est grand, le flux sanguin de retour vers le cœur est assuré par des veines contractiles au niveau des métacarpes. Une telle organisation, comprenant des vaisseaux contractiles a été décrite chez la souris (veine porte) ou encore chez diverses espèces de poissons (veine caudale). Ce présent travail tente de mettre en évidence la structure de l'innervation des vaisseaux du complexe neuro-vasculaire digital de l'aile.

Matériel et méthodes

Douze *Rousettus* et quatre *Pteropus* ont été tués pour notre étude. Pour la microscopie électronique, les animaux *(Rousettus)* ont été anesthésiés au Nembutal 40 mg/kg i.p.

L'aile est étalée, avec l'animal couché sur le dos, et les métacarpes sont excisés. Le tissu est ensuite excisé et traité.

Les méthodes suivantes ont été employées:

a) pour la microscopie optique:

Falck et Owmans (1965), Gladden (1970),
Gérébtzoff (1963), Loyez (Gabe 1968).

b) pour la microscopie électronique:

L'artère et la veine de l'avant-bras sont canulées pour permettre la perfusion de l'aile avec une solution physiologique tamponnée au pH 7,2. Ensuite, on remplace cette solution par le fixateur de Karnowsky (1965). Après son exision de l'aile, le tissu est fixé totalement. Le traitement est complété par une post-fixation au tétroxyde d'osmium, tamponnée au cacodylate de sodium. Le tissu est enrobé au Durcupan; les coupes sont faites au microtome Porter-Blum et colorées au citrate de plomb (Venable et Coggeshall, 1965) avant leur observation au microscope électronique Hitachi.

[1] Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique, n° 5082/3.

Résultats

Au moyen des méthodes citées, il nous a été possible de mettre en évidence deux classes de fibres nerveuses au niveau des parois artérielle et veineuse. En effet, la méthode de Falck et d'Owmans pour les catécholamines et la méthode de Koelle et Friedenwald, (1949), modifiée par Gérébtzoff pour les cholinestérases, mettent en évidence des structures adrénergiques et cholinergiques. Au moyen de la méthode de Gladden pour les nerfs périphériques et la technique de Loyez pour les éléments de myéline, nous voyons des fibres nerveuses et des éléments myélinisés. Finalement, la microscopie électronique nous apporte la confirmation de la présence d'éléments myélinisés et amyéliniques au niveau de la paroi vasculaire.

A. *Veine.*

Les fibres adrénergiques (fig. 1), issues des faisceaux nerveux (Schönenberger et Lane, 1971) situés entre les deux vaisseaux, quittent ces derniers pour former un plexus lâche dans l'adventice moyenne de la paroi veineuse. Les fibres composant ce plexus sont, en majorité, des éléments longs cheminant dans l'axe longitudinal du vaisseau. Elles peuvent présenter, de part et d'autre, des structures variqueuses. Ces éléments ne se ramifient que très peu, mais envoient leurs rameaux terminaux au niveau de la jonction de l'adventice avec la média (= J.A.M.).

L'innervation adrénergique veineuse, mise en évidence par la méthode citée plus haut, n'est pas généralisée mais ne se situe qu'en certains endroits. La région valvulaire semble être dépourvue de fibres de ce type.

Les fibres cholinergiques, (Lane et Huggel, 1969) mises en évidence par la méthode de Gérébtzoff (1963), sont également issues des faisceaux nerveux. Ces fibres sont des fibres longues cheminant dans l'adventice dans le sens longitudinal du vaisseau. En quittant les faisceaux, elles se placent entre ces derniers et la paroi vasculaire, puis, par un rameau secondaire, gagnent l'adventice vasculaire à l'extérieur du complexe neuro-vasculaire. Sur leur parcours, ces fibres émettent des fibrilles courtes qui atteignent, en forme de varicosités, la J.A.M. (fig. 2). L'innervation cholinergique de la veine se fait également en certains endroits. La région valvulaire semble être dépourvue de fibres cholinergiques.

La méthode de Gladden, sur *Pteropus*, met en évidence des fibres nerveuses ayant la même disposition que les fibres adrénergiques.

Les éléments myélinisés se composent de structures longues parcourant l'adventice moyenne pour se terminer dans l'adventice profonde par des structures à formes hétérogènes.

A l'aide de la microscopie électronique, nous avions trouvé des éléments myélinisés (fig. 3), et amyéliniques (fig. 4) dans la paroi veineuse à proximité des cellules musculaires de la média.

B. *Artère.*

Comme pour la veine, les fibres dites adrénergiques (fig. 1), sont issues des faisceaux nerveux. Elles se réunissent dans l'adventice pour former un plexus plus serré que celui de la veine. A partir du plexus naissent des varicosités qui aboutissent à la J.A.M. A ce niveau, les varicosités peuvent encore se ramifier.

Les fibres cholinergiques (Lane et Huggel, 1969), mises en évidence par la méthode de Gérébtzoff, ont la même disposition que celles trouvées dans la paroi veineuse. Les varicosités terminales (fig. 2) sont plus nombreuses et aboutissent également au niveau de la J.A.M. Comme pour la veine, l'innervation cholinergique n'est pas généralisée.

Avec la méthode de Gladden, les fibres observées ont la même disposition que les fibres adrénergiques.

La méthode de Loyez montrent des fibres mylinisées qui, comme dans la veine, ont la même disposition que les fibres dites cholinergiques.

Discussion et conclusion

Parmi les méthodes de mise en évidence des neurofibrilles utilisant le nitrate d'argent que nous avons essayées (Bielschovsky, Gros, Abraham, Fitzgerald et Gladden), nous constatons l'inconsistance des résultats; en effet, des éléments autres que les fibres nerveuses se colorent. Parmi ces méthodes, celle de Gladden a été retenue puisqu'elle est de loin la plus spécifique et que seules les fibres nerveuses et musculaires se colorent. La technique est limitée par la faible pénétration du pyrogallol, employé ici comme révélateur. Les diverses techniques à base de thiocholine cuivrée (Koelle et Friedenwald, 1949), et ses modifications nécessitent une fixation du tissu au formol neutre. Cette fixation provoque une inhibition des sites de faible activité enzymatique et ne convient donc pas à l'étude des structures à faible activité cholinestérasique. De plus, il nous semble que ces méthodes ne sont pas suffisamment sensibles pour révéler d'autres sites de très faible activité. Pour cette raison, toute fixation chimique a été écartée lors de notre étude. Comme notre description se limite à ce que nous avons pu voir sur des coupes de 20 microns d'épaisseur ou dans le complexe neurovasculaire in toto, nous ne pouvons pas exclure la présence de structures cholinergiques d'activité enzymatique plus faible.

Au moyen des méthodes employées, l'artère et la veine peuvent être considérées comme ayant une innervation double. L'innervation adrénergique artérielle

est plus riche que celle de la veine. Nous constatons que la disposition et les dimensions des fibres montrées au moyen des méthodes de FALCK et OWMANS et de GLADDEN se ressemblent. Par ailleurs, les fibres mises en évidence par les méthodes de GÉRÉBTZOFF et de LOYEZ sont également semblables.

La propriété motrice des fibres adrénergiques étant acquise (PERISTIANY, LANE et HUGGEL, 1969), nous étudions le rôle des fibres cholinergiques que nous pensons être sensitif.

RÉSUMÉ

Les vaisseaux alaires situés de chaque côté des métacarpes reçoivent des fibres adrénergiques et cholinergiques (démontré par des méthodes histolochimiques spécifiques). L'innervation adrénergique se présente sous forme d'un plexus de l'adventitia, qui engendre des prolongements variqueux, lesquels se terminent à la limite de l'adventice et de la média. Les fibres cholinergiques se terminent aux mêmes endroits sous forme de terminaisons variqueuses. A ce niveau, des fibres myélinisées et non myélinisées s'associent avec les cellules musculaires de la média.

FIG. 1.

Coupe transversale du complexe neurovasculaire × 143.
Noter les terminaisons nerveuses (fluorescentes) autour de l'artère *(a)*, de la veine *(v)* et les faisceaux nerveux *(fn)*.
Méthode de FALCK et OWMANS.

FIG. 2.

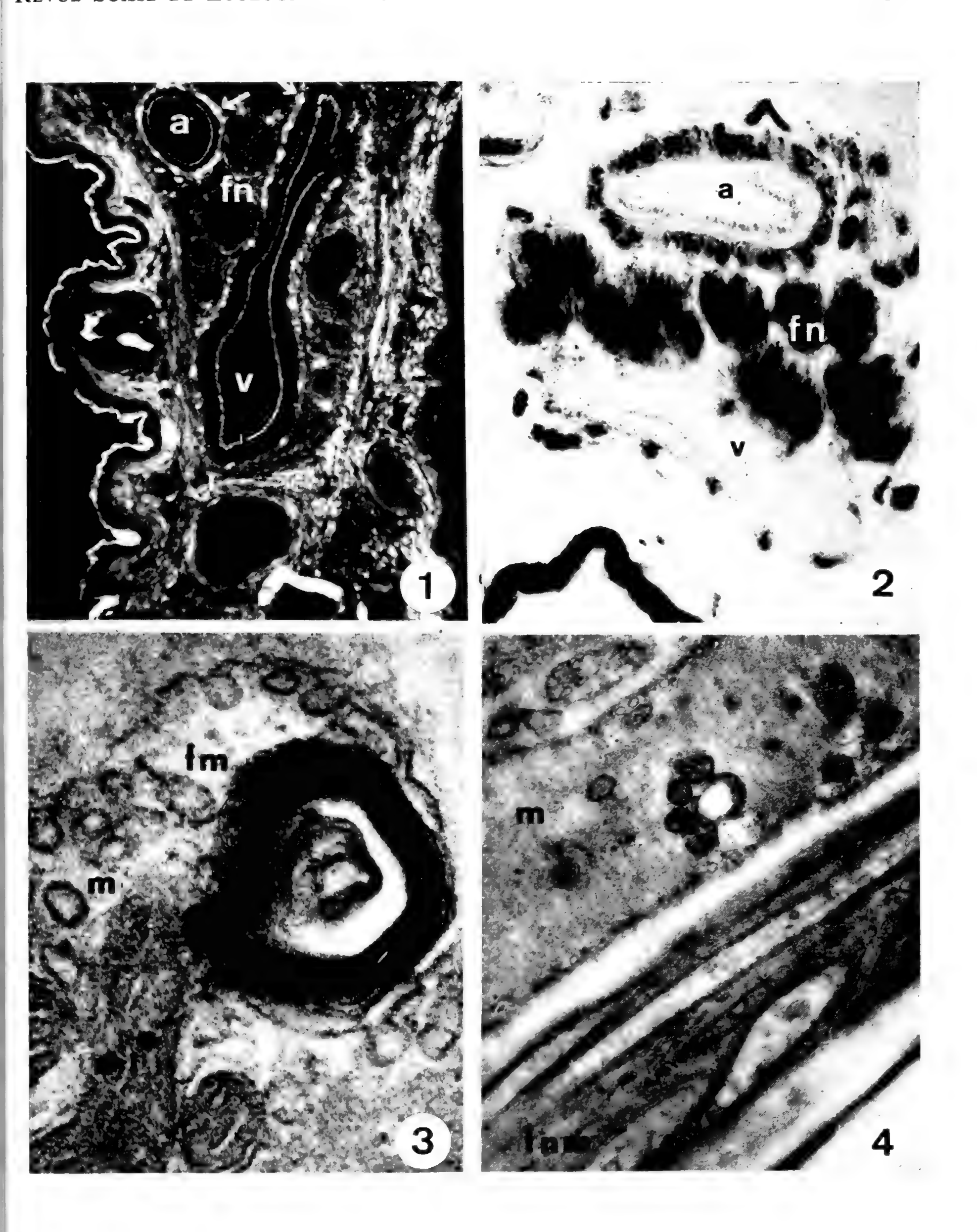
Coupe transversale du complexe neurovasculaire. ×119.
La forte activité enzymatique provoque une diffusion dans les faisceaux nerveux *(fn)*.
Noter les terminaisons nerveuses au niveau de l'adventice et de la jonction médio-adventitiaire de l'artère *(a)* et de la veine *(v)*.
Coloration de GÉRÉBTZOFF.

FIG. 3.

Photographie au microscope électronique d'une coupe transversale du complexe neurovasculaire. ×70 000.
Noter la fibre nerveuse myélinisée *(fm)* dans la paroi veineuse à proximité des cellules musculaires vasculaires *(m)* de la média. Mitochondrie *(mi)*.

FIG. 4.

Coupe longitudinale, au microscope électronique, d'une veine (complexe neuromusculaire). ×14 000.
Noter une cellule de la musculature lisse *(m)* accompagnée d'un faisceau de fibres nerveuses non myélinisées *(fnm)*.


a
fn
v
1
a
fn
v
2
fm
m
3
m
4

Summary

The wall of vein and artery in the bat wing, on each side of the metacarpals receive both adrenergic and cholinergic fibres, as shown by specific histochemical methods. Adrenergic innervation takes the form of an adventitial plexus which gives rise to terminal varicosities ending at the medio-adventitial border.

Cholinergic fibres do not form a plexus, but give rise to varicosities ending also at the external border of the media.

At this level myelinated and non-myelinated nerve fibres are seen in association with the muscle cells of the media.

Zusammenfassung

Mit Hilfe spezifischer histochemischer Methoden wird gezeigt, dass in den Wänden der Blutgefässe (Venen und Arterien), die sich zu beiden Seiten des Metacarpus der Fledermäuse befindet, sowohl adrenergische als auch cholinergische Nervenfasern auftreten.

Die adrenergischen Fasern bilden in der Adventitia einen Plexus mit variköser Versätelung. Die Nervenendigungen befinden sich an der Grenze zwischen Adventitia und Media. In der gleichen Region treten auch variköse cholinergische Endigungen auf, die im Gegensatz zu den adrenergischen Fasern keinen Plexus bilden.

An der Adventitia-Media-Grenze treten myelinisierte und nicht myelinisierte Nervenfasern zusammen mit Fasern der glatten Muskulatur der Media auf.

BIBLIOGRAPHIE

Falck, B. et C. Owmans. 1965. *A detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic Monoamines.* Acta Univ. Lund. Sect. II. 7: 5-23.

Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques.* Masson, Paris. 231 p.

Gérébtzoff, M. A. 1963. *Recherches histochimiques sur les acétycholines et cholinestérases.* Acta. anat. 19: 166-000.

Gladden, M. H. 1970. *A modified pyridine-silver stain for teased preparations of motor and sensory nerve endings in skeletal muscle.* Stain Tech. 45: 161-164.

Karnowsky, M. J. 1965. *A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy.* J. Cell Biol. 27: 137A.

Koelle, G. B. et J. S. Friedenwald. 1949. *A histochemical method for localising cholinesterase activity.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 70: 617-622.

LANE, H. C. et H. J. HUGGEL. 1969. *L'innervation cholinergique de la veine et de l'artèr alaire digitale de la chauve-souris. (Rousettus aegyptiacus).* J. Physiol (Paris). 61: 330-331.

PERISTIANY, J. G., H. C. LANE et H. J. HUGGEL. 1969. *Analyse ionique du sérum de la chauve-souris (Rousettus aegyptiacus) et l'élaboration d'une solution (C.S.I.) pour la perfusion de la veine alaire digitale.* J. Physiol. (Paris). 61: 370-371.

SCHÖNENBERGER, N. et H. C. LANE. 1971. *Quelques données sur le cordon nerveux digital alaire des Megachiroptères (Rousettus aegyptiacus et Pteropus giganteus).* Rev. suisse Zool. 78: 650-654.

VENABLE, J. H. et R. COGGESHALL. 1965. *A simplified citrate stain for use in electron microscopy.* J. Cell Biol. 25: 407-408.

WEIDEMAN, M. P. 1955. *Effect of denervation of diameter and reactivity of arteries in the bat wing.* Circulation Research (6). 13: 618-622.

N° 30. **H. Schiff** and **N. Schönenberger.** — Preliminary data for the elaboration of the visual code in *Squilla mantis*[1].
(With 6 figures)

This research is concerned with the transformation of the nerve code in successive ganglia mainly through a one way channel. For this purpose a short survey was given about the structure and the corresponding frequency patterns in the ganglia and nerve fibers of the eye of Squilla mantis.

Though the literature about arthropod eyes is quite extensive (BERNHARD, 1967; WOLKEN, 1970 for reviews of the existing literature), it seems that the compound eye has not as yet been studied from our present point of view, i.e. as a one way ganglionic chain. Papers pointing somewhat in this direction are those by WIERSMA (1966), WIERSMA and YAMAGUCHI (1966, 1967), HAMORI and HORRIDGE (1966*a*, *b*), BRAITENBERG (1970) and STRAUSFELD and BRAITENBERG (1970). Some recent papers are concerned with the comparison between intracellular recordings from the retina and the lamina (SCHOLES, 1969; MOTE, 1970*a*, *b*), certain movement-dependant fibers in the medulla externa (COLLETT, 1970),

[1] Avec l'aide du fonds Claraz.
[1] We thank Mrs. M. Schönenberger for the drawings of figure 1.

Fig. 1a

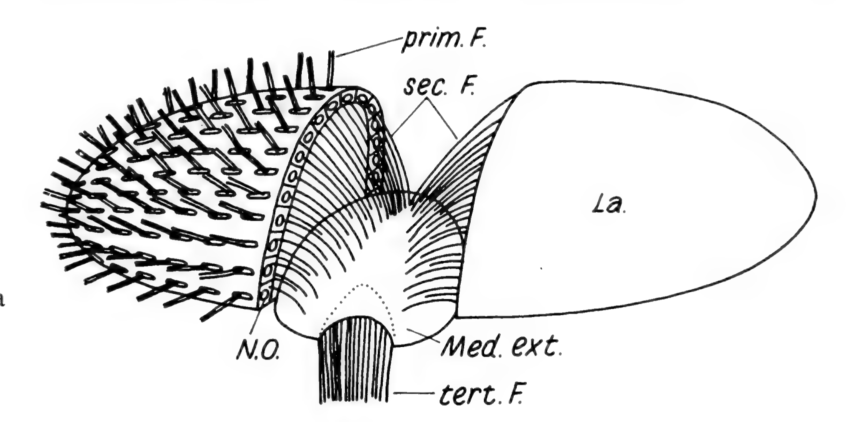


Fig. 1b

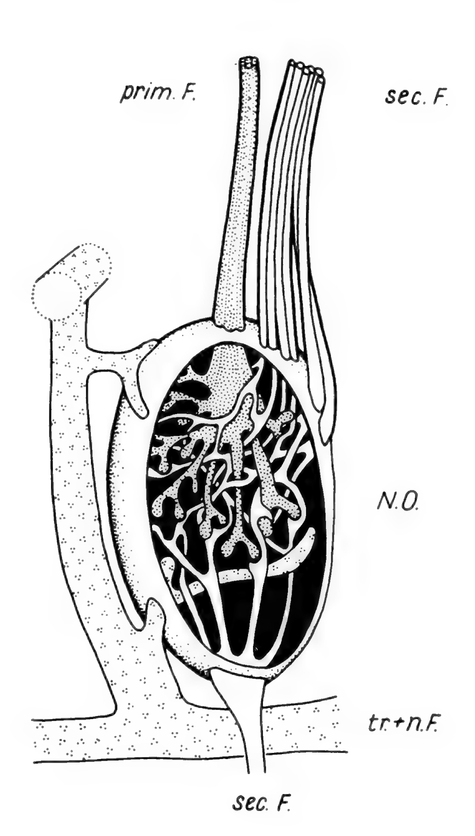


FIG. 1a.

Schematic drawing of the distribution of primary (prim. F), secondary (sec. F) and tertiary (tert. F) fibers on and within the Lamina (La) and Medulla externa (Med. ext.) and of the neurommatidia (N.O.) in the Lamina.

FIG. 1b.

Schematic drawing of an optical cartridge in the Lamina. tr. nf transverse and neurosecretory fibres, other abreviations see figure 1*a*.

and discharge patterns of one type of fibers in the optic nerve (Treviño and Larimer, 1970).

In our research we combined a study involving the structure of the ganglia with that of frequency patterns from single primary, secondary, tertiary, and optic nerve-fibers.

The general structure of the eye and the ommatidia and the fine structure of the retina have been described in previous papers (Schiff, 1963, 1970). The first of these also gives the techniques for extracellular single fiber recording and the results of an electrophysiological research concerning the discharge patterns of

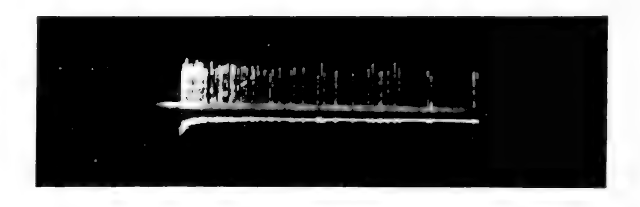


Fig. 2.

Response of a secondary nerve fiber to sudden " on " of light. The initial higher frequency decreases exponentially to zero. The lower line shows the registration of a calibrated photocell. Light intensity: 6 lux. Length of trace: 10 sec.

secondary fibers in response to changing light intensities, wavelengths, and to adaptation, contrast and moving objects.

Figure 1*a* shows the arrangement of the lamina, primary and secondary fibers, and medulla externa and of the neurommatidia (optic cartridges) in the lamina. Figure 1*b* shows an optical cartridge of the lamina according to our preliminary results.

Primary (?) and secondary fibers show "on" responses with a slow exponential decline to zero and no " off " responses (fig. 2). Gradual light increase is followed by a gradual frequency increase (fig. 3).

Tertiary fibers respond instead with short " on " and/or " off " bursts with a much higher frequency than secondary fibers as well to step function as to gradual light changes (fig. 4). Five fiber types could be distinguished within the tertiary fiber bundle: 1. IC—(irregularly continuously firing) fibers, 2. RC—(regularly continuously firing) fibers, 3. " on " fibers, 4. " on-off " fibers, 5. " off " fibers. IC—and RC—fibers are pulse-code-and position-modulated by light changes (fig. 5).

The few truly optic fibers in the optic nerve resemble in their response pattern partly the secondary fibers and partly the tertiary fibers (fig. 6).

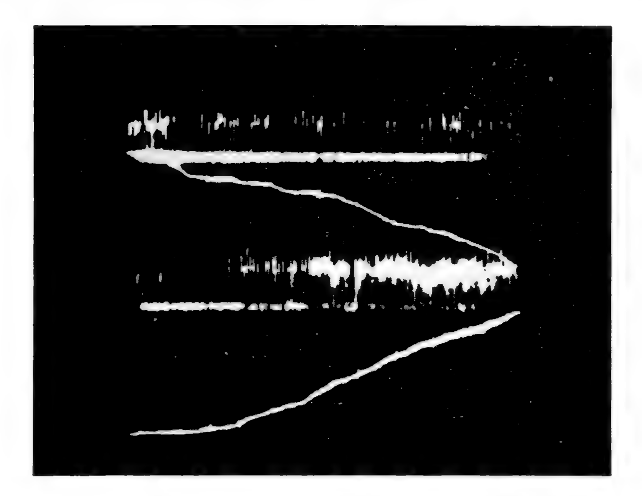


FIG. 3.

Recording from a secondary fiber with a gradual decrease and increase of the light intensity, to which the fiber responds with a corresponding gradual decrease and increase of frequency. The lines under the recordings show the photo-cell-registration.
Maximal light intensity: above 5.3 lux, below 6 lux, Sweeplengths: 5 sec. each.

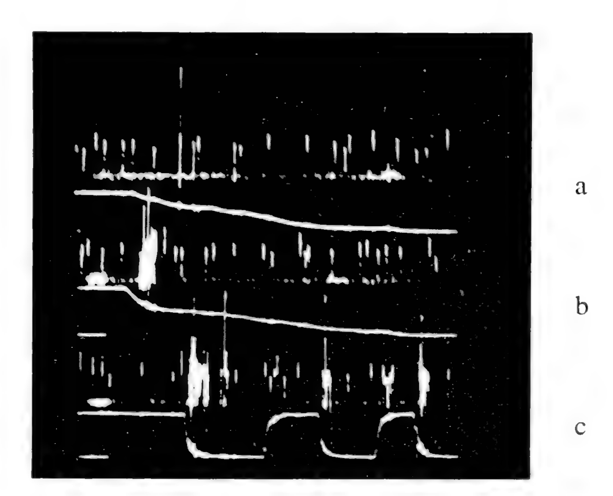


FIG. 4.

Contemporary recording from two tertiary fibers: an IC-on-off-modulated fiber and an off-fiber. The off-fiber with very short (0,2 m/sec.), high spikes. The response gets bigger, the quicker the light changes are. The lines under the registrations show the light changes, measured by a calibrated photocell: *a)* 1.8 lux max., *b)* 2.1 lux max., *c)* 2 lux; *a)* and *b)* show the responses to 2 different speeds of light decrease, *c)* shows several on- and off- responses of the fibers. Also to a gradual decrease of light, the off-fiber responds with a short, high frequency burst *(b)* and not with a gradual frequency change like the secondary fibers. Trace lengths: 5 sec. each.

dI/dt (I = light intensity, t = time) has to be increased to get a response, the nearer recordings are taken to the brain. This might indicate that simple

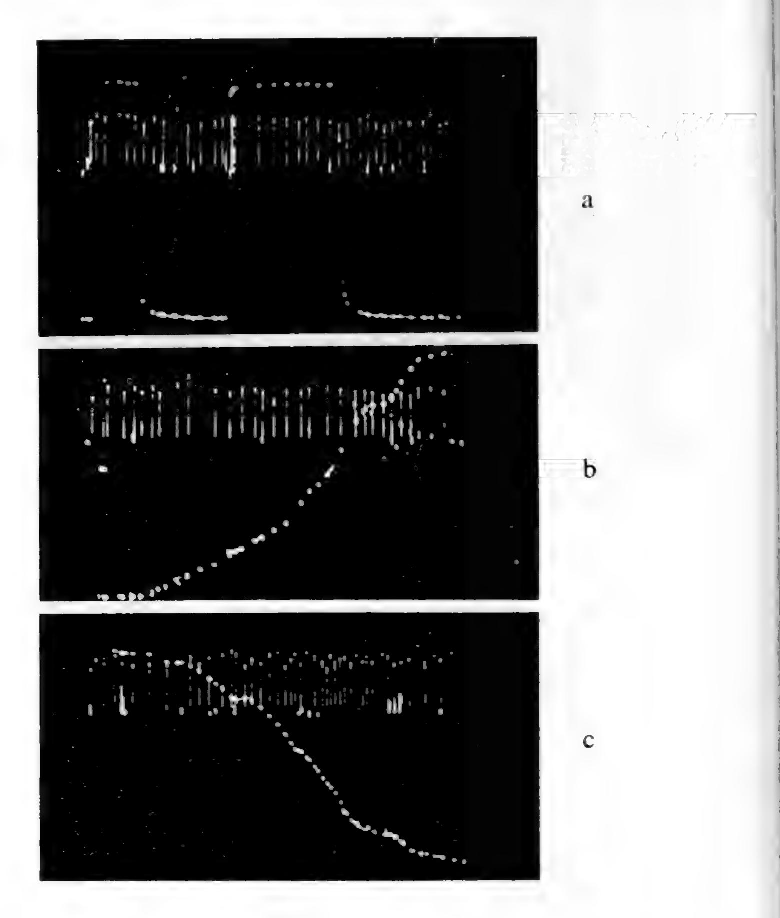


FIG. 5.

Pulse code- and pulse position- modulation in a RC-fiber.
Frequency decreases with an increase of light intensity and vice-versa (dimming fiber).
The pointed line represents the photocell reply.
Light intensities: *a)* 15 lux, *b)* 16 lux max. *c)* 13 lux max.
The recordings were intensity modulated in order to eliminate the base line and lighten up only the upper part of the spikes.

" on " and " off " light changes are no longer the adequate stimulus in higher centers.

The scope of this research, of which we give here a preliminary report, is to combine structural and functional results and derive from this a model for the transformation of codes in nerve centers.

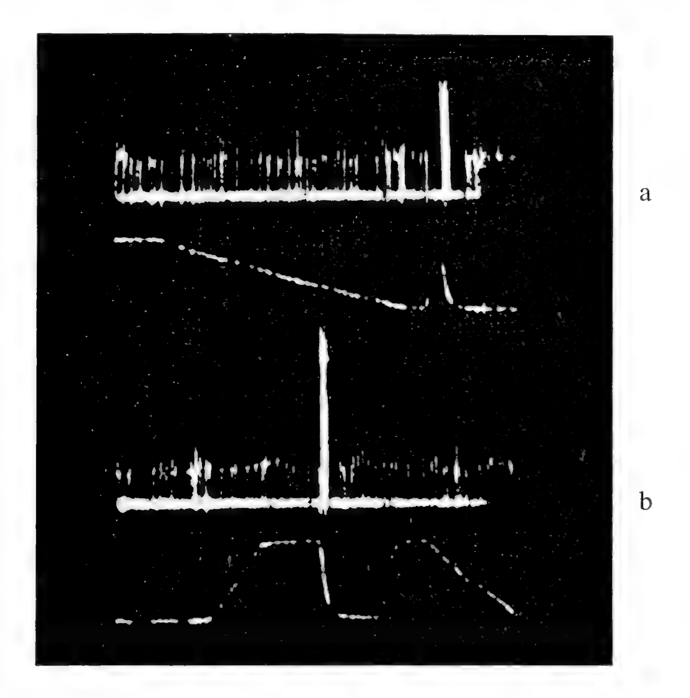


FIG. 6.

Contemporary recordings from two fibers of the optic nerve, one a continuously firing, on-off. modulated fiber and one an off-fiber. The line under each registration shows the stimulus changes- In *a)* it can be seen, that the initial slow decrease of the light intensity does not elicit an off-response, whereas the following quicker light change provokes a big off-response though stimulus duration was much shorter and the stimulus intensity lower. *b)* shows different speeds of light changes, which provoke on and off-responses. The stimulus was very strong white light, as lower light intensities, which give strong responses in secondary and tertiary fibers, elicit only very small responses in the fibers of the optic nerve.

LITERATURE

BERNHARD, C. G. 1966. *Functional organization of the compound eye.* Pergamon Press, Oxford.

BRAITENBERG, V. 1970. *Ordnung und Orientierung der Elemente im Sehsystem der Fliege.*, Kybernetik 7: 235-242.

COLLETT, T. 1970. *Centripetal and Centrifugal Visual Cells in the Medulla of the Insect Optic Lobe.* J. Neurophysiol. 33: 239-256.

HAMORI, J. and G. A. HORRIDGE. 1966. *The lobster optic Lamina I. General organization.* J. Cell Sci. 1: 249-256.

— 1966*b*. *The lobster optic Lamina II. Types of Synapse.* J. Cell Sci. 1: 257-270.

MOTE, M. I. 1970*a*. *Focal recording of responses evoked by light in the Lamina ganglionaris of the Fly Sarcophaga bullata.* J. exp. Zool. 175: 149-158.

— 1970*b*. *Electrical correlates of neural superposition in the eye of the Fly Sarcophaga bullata.* J. exp. Zool. 175: 159-168.

SCHIFF, H. 1963. *Dim light vision of Squilla mantis L.* Am. J. Physiol. 205: 927-94(

— and A. GERVASIO. 1971. *Functional Morphology of the Squilla Retina.* In press in Pubbl. Staz. Zool. 38:

SCHOLES, J. 1969. *The electrical responses of the retinal receptors and the Lamina in th visual system of the Fly Musca.* Kybernetik 6: 149-162.

STRAUSFELD, N. J. and V. BRAITENBERG. 1970. *The compound eye of the Fly (Musc domestica) : Connections between the cartridges of the Lamina ganglio naris.* Z. vergl. Physiol. 70: 95-104.

TREVIÑO, D. L. and J. L. LARIMER. 1970. *The responses of one class of neurons in th optic tracts of Crayfish to monochromatic light.* Z. vergl. Physiol. 69 139-149.

WIERSMA, C. A. G. 1966. *Integration in the visual pathway of Crustacea.* Symp. Soc exp. Biol. 20: 151-177.

— and T. YAMAGUCHI. 1966. *The neuronal components of the optic nerve of th Crayfish as studied by single unit analisis.* J. comp. Neurol. 128: 333-359

— 1967. *Integration of visual stimuli by the Crayfish central nervous system.* J. exp Biol. 47: 409-431.

WOLKEN, J. J. 1970. *Invertebrate photoreceptors.* Academic Press, New York and London

---

No 31. **M.-M. Perret, M. Reymond, N. Schönenberger et Hj. Huggel.** — Organogenèse du cœur de truite *(Salmo gairdneri)* en culture. Etude préliminaire[1]. (Avec 4 figures)

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie comparées. Université de Genève.

INTRODUCTION

Quelques auteurs, BAUD et HAENNI (1952), CHAYEN (1966) ont prouvé que les propriétés de contractibilité et même de rythmicité du cœur appartiennent déjà au protoplasme indifférencié.

Au cours de nos recherches antérieures sur la myogenèse du cœur (PERRET, HUGGEL et GEIGER, 1966), nous avions démontré *in vivo*, l'apparition d'une striation transversale dans le cytoplasme des cellules qui forment le tube cardiaque d'embryon de truite à une quarantaine de somites. Cette présence de bandes anisotropes et isotropes est postérieure aux premières contractions du cœur.

En travaillant sur des cultures de cœur à différents stades de croissance, nous désirions soit établir la myogenèse par différenciation cellulaire grâce aux

[1] Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique, no 5082/3.

contractions environnantes, soit, au contraire, observer la dédifférenciation de ces mêmes éléments, lors de la dégénérescence tissulaire.

D'autre part, la culture de tissus permettrait peut-être, parallèlement à d'autres techniques, d'aborder le problème de l'innervation du cœur déjà étudié sur les vertébrés supérieurs (GÜRVICH, EREMEEV, 1970; FISCHBACH, 1970).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons cultivé des cœurs de truites *in toto* et de nombreux fragments de 3 régions cardiaques (oreillette, ventricule, bulbe) prélevés soit sur des embryons d'âges différents, soit plus rarement sur des alevins récents.

Après avoir traité les truitelles ou les œufs dans leur coque, par des passages dans des solutions de lysol et d'alcool, puis les avoir baignés dans une solution physiologique, nous les transplantons dans le milieu nutritif de Leibovitz modifié par une dilution de la solution et une adjonction de sérum fétal d'acide folique et d'antibiotiques suivant MOSER, 1967; MOSER, HADJI-AZIMI, SLATKINE, 1968, nous les avons placés dans des flacons en plastique en T ou des plaques de Petri, dans lesquelles nous glissons une lamelle circulaire en verre (SHIMADA, 1971).

Les flacons de culture ont été gardés à température ambiante, tandis que les plaques de Petri, elles, dans une chambre stérile à 20° C.

En vue de l'étude histologique, nous avons fixé notre matériel au formol neutre à 10%; l'examen au contraste de phase et celui du matériel coloré par l'hémalun-éosine ou quelques hématoxylines, en particulier celle de Harris (PAUL, 1965) nous ont permis une bonne analyse des éléments cellulaires.

RÉSULTATS

Les flacons utilisés permettent à la culture de coloniser une grande surface. Six mois après, les cœurs ne présentent que les signes d'épuisement provoqués par l'absence de repiquage, et nous avons observé que le rythme des contractions baisse après quatre mois, ce qui nécessitera, d'ailleurs, une étude physiologique pour préciser ce rythme. Mais la culture s'accole directement sur le plastique, ce qui empêche une cytologie précise. C'est pourquoi nous leur préférons les plaques de Petri; les cœurs s'accrochent à même le verre nu et peuvent être traités avec facilité pour l'histologie; nous pouvons les prévoir dans l'avenir pour des coupes semi-fines ou fines.

Le temps mis à l'explant pour s'accrocher à la surface et pour que nous observions une croissance et une multiplication cellulaire dépend de son état de

différenciation; le cœur d'un embryon à l'éclosion se fixe rapidement, alors que plus jeune ou plus âgé, il s'attache plus tardivement.

Chaque région cardiaque possède d'autre part, son propre gradient de fixation et de croissance. L'oreillette isolée s'accroche très facilement et acquiert très vite son propre rythme de contractions; les cœurs entiers, d'ailleurs, se fixent par cette région. Par contre, le ventricule ne croît que plusieurs jours après sa mise en culture et a perdu sa contractibilité dans la majorité des cas. La présence des fibres élastiques dans le bulbe le fait se rétracter en une masse sphérique qui met en moyenne plus de 5 jours pour se fixer.

Cœur ou région prélevée à l'éclosion	Temps mis à l'explant pour se fixer
Cœur de 40 somites à embryonné . . .	1 à 2 jours
Cœur à l'éclosion	± instantanément
Cœur d'alevin	2 à 3 jours
Oreillette	± instantanément
Ventricule.	2 à 5 jours
Bulbe.	5 à 8 jours

Une fois les cœurs fixés, leur degré de développement lors de leur mise en culture ne joue, nous semble-t-il, aucun rôle, puisque les cellules se multiplient normalement et que nous observons toujours les mêmes transformations et remaniements cytologiques.

Les 5 à 8 premiers jours, nous constatons toujours autour de l'explant originel, une prolifération et une émigration de cellules dans le milieu environnant. D'après leur structure, ce sont des fibroblastes en forme de fuseau (Harari et Farley 1963) ou en forme de T, si elles ont essaimé, sinon en sorte de réseau à contours grossièrement anastomosés. Le noyau est ovale et dans le cytoplasme assez clair, sous le microscope polarisant, se trouvent des filaments très minces de biréfringence positive; nous retrouvons ces mêmes éléments figurés en lieu et place des fibres musculaires cardiaques en régression de l'explant. L'examen au contraste de phase permet d'apercevoir quelques éléments d'une striation transversale, comparable à celle que nous avons observé *in vivo* dans les cellules cardiaques à 45 somites (Perret et *al*, 1966).

Au stade suivant, ces fibroblastes envahissent la culture et bien que le cœur soit toujours animé de contractions, nous n'avons jamais eu de battements dans

les cellules cultivées. La dernière période est caractérisée par la vacuolisation du cytoplasme, due à son vieillissement.

Nous trouvons en outre, une multiplication (par mitose?) des mélanophores dans les cultures du bulbe et dans toutes les cultures, un grand nombre de mitoses et de nombreuses cellules polynucléées, principalement lors des stades de dégénérescence.

Conclusions

1. La culture du cœur de la truite est facilitée:
   — par la musculature striée, même si cette dernière est appelée à dégénérer.
   — par les contractions de l'explant (il faudra donc par la suite examiner la région du « primum movens » de l'oreillette).

2. Nous devrons essayer de cultiver sur un support, qui laisse au cœur son épanouissement dans l'espace; probablement que le fait d'adhérer à une surface plane, empêche les contractions.

3. En dernier lieu, pour travailler dans les conditions optimales, il sera nécessaire d'utiliser à l'avenir des cultures de fraîches dates et de suivre leur développement dans les premiers 10 jours; c'est la période pendant laquelle le cytoplasme des cellules cultivées montre, soit une biréfringence positive entre nicols croisés, soit au contraste de phase, des restes de striations transversales du myoblaste, soit des filaments sur coupes colorées; nous sommes donc en présence d'une labilité des chaînes protéiniques.

Résumé

Il s'agit d'une étude préliminaire des cultures de cœur d'embryons de truite ou de fragments de l'oreillette, du ventricule ou du bulbe. Cultivés selon des techniques déjà éprouvées, ces explants se fixent bien, colonisent fortement la surface de contact et gardent leurs propriétés contractiles pendant plus de 4 mois.

Les cellules néo-formées ressemblent aux fibroblastes, mais démontrent aussi des structures propres aux myoblastes. Nous retrouvons en effet, dans leur cytoplasme, des filaments à biréfringence positive en lumière polarisée. Au contraste de phase, des striations transversales peuvent être observées.

Zusammenfassung

Es werden die ersten Resultate einer Untersuchung über die Kultivierung embryonaler Forellenherzen gegeben.

Das Herz als ganzes oder Fragmente der Vorkammer, der Herzkammer und des Bulbus setzen sich im Kulturmedium rasch fest, breiten sich auf der Unterlage aus und behalten ihre Potenz zur Kontraktion über längere Zeit (bis zu 4 Monate) bei.

Die neugebildeten Zellen zeigen hauptsächlich fibroblastenähnliche Strukturen, darüber hinaus aber auch strukturelle Beziehungen zu Myoblasten. So konnten im Polarisationmikroskop positif doppelbrechende Filamente gefunden werden, und im Phasenkontrastmikroskop zeigt sich eine schwache Querstreifung.

Abstract

This preliminary study concerns the culture of embryonic trout hearts or fragments of the auricle, ventricle or conus arterious. Cultivated with proven techniques, these explants fix themselves well, colonise strongly to the contact surface and retain their contractile properties for more than four months.

The cultured cells resemble fibroblasts, but also show structures common to myoblasts. We find, thus, with polarised light positively, birefringent filaments in their cytoplasm.

In phase contrast one may observe transversal striations.

Fig. 1.

Fibroblaste de l'oreillette; 8 jours en culture.
Noter: cytoplasme avec gros noyau, striations transversales faiblement visibles.
Contraste de phase. 1500 ×.

Fig. 2.

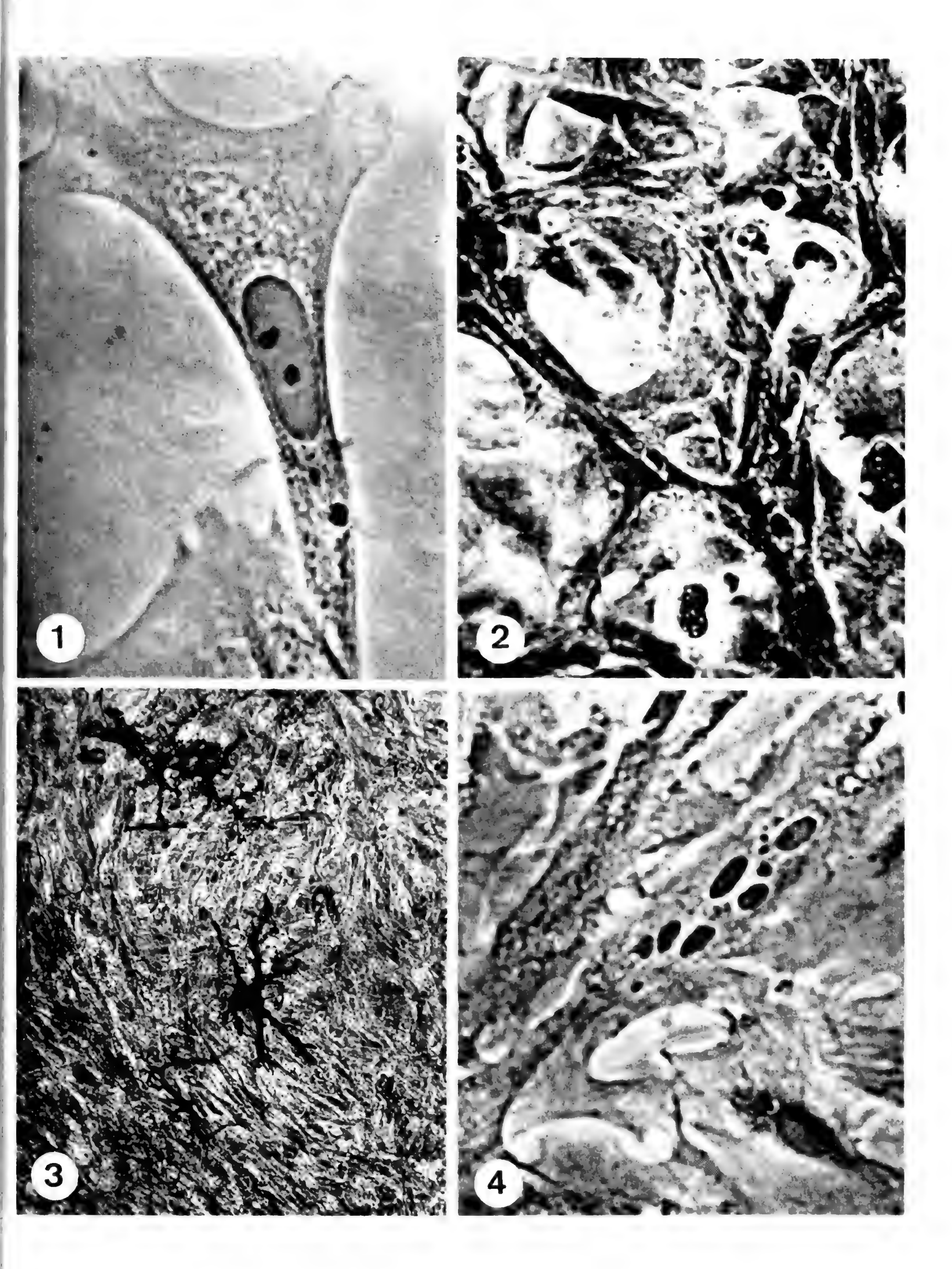
Cœur; culture d'un mois.
Coloration à l'hématoxyline de Weigert. 600 ×

Fig. 3.

Partie du bulbe en culture.
Noter: mélanophores néo-formés. Coloration à l'hémalun-éosine. 600 ×.

Fig. 4.

Partie de l'oreillette en culture.
Noter: la cellule polynucléée. Contraste de phase. 600 ×.


1
2
3
4

BIBLIOGRAPHIE

BAUD, F. A. et A. HAENNI. 1952. *Apparition de l'ultrastructure spécifique dans le myocarde embryonnaire en relation avec les premières contractions.* C. R. séanc. Soc. de Biol. 164- 1533-0000.

CHAYEN, I. 1966. World Medicine 1: 20.

FISCHBACH, G. D. 1970. *Synoptic potentials recorded in cell cultures of nerve and muscle.* Sci. 169: 1331-1333.

GURVICH, A. A. et I. V. EREMEEV. 1970. *The dependance of molecular organization of cardiac muscle sarcoplasma upon the tone of the vagus nerve.* Biull. Eksp. Biol. Meds. (11) 70: 65.

HARARI, I. et B. FARLEY. 1963. *In vitro studies on single beating Rat Hearts Cell.* Exp. Cell. Res. 29: 451-474.

MOSER, H. 1967. *The mode of timing of DNA replication and of mitosis in cultured animal cells.* Experientia 23: 913-921.

— , I. HADJI-AZIMI et S. SLATKINE. 1968. *Culture of Cells and tissues derived from the South African Frog Xenopus laevis.* Rev. suisse Zool. 75: 620-630.

PAUL, J. 1965. *Cell and tissue culture.* Livingstone Ltd., 365 p.

PERRET, M., H. J. HUGGEL et W. GEIGER. 1966. *Développement du cœur embryonnaire de la Truite : formation de fibres striées.* Rev. suisse Zool. 39: 568-570.

SHIMADA, J. 1971. *Electron microscope observations on the fusion of chick myoblasts in vivo.* J. Cell. Biol. 48: 128-142.

N° 32. **Roger Alfred Stamm** und **Urs Blum.** — Partnerwahl beim Wellensittich: Der Faktor Körperfarbe *(Melopsittacus undulatus* (Shaw); Aves, Psittacidae).

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Basel

Wildlebende Wellensittiche besitzen ein hellgrünes Gefieder mit schwarzem Wellenmuster. Gelegentlich treten Farbvarianten auf (af ENEHJELM 1957). Die abweichend gefärbten Tiere bleiben aber selten; es entsteht kein Färbungspolymorphismus.

Dafür können vor allem zwei Ursachen verantwortlich sein. Einmal die Selektion durch Raubfeinde — wenn die Varianten geringeren Schutz gewähren. Dann aber auch die Partnerwahl nach der Färbung durch die Wellensittiche selber. Der erste Einfluss ist wahrscheinlich, da die hellgrünen Vögel zum mindesten dem menschlichen Beobachter vorzüglich getarnt erscheinen (Einzelheiten bei IMMELMANN, 1966, S.35). Streng nachgewiesen ist er noch nicht. Ob die Sozialpartner nach der Färbung gewählt werden, wollen wir selber prüfen.

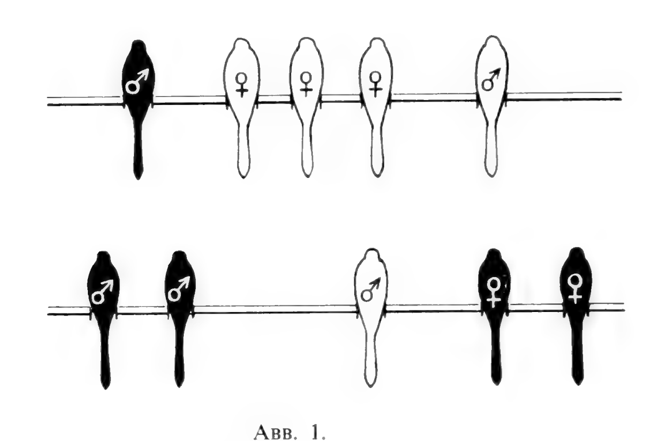


ABB. 1.

Sitzordnung ruhender Wellensittiche.
In der Voliere befanden sich 5 blaue (dunkel gezeichnete) und 5 grüne Wellensittiche (hell dargestellt). Nistmöglichkeiten bestanden nicht, darum waren die Paarbindungen schwach, die Vögel suchten zum Ruhen die Nachbarschaft gleichgefärbter und gleichgeschlechtiger (!) Partner. Dargestellt ist ein Einzelbeispiel (2.10.65, 1805 Uhr).

Solches ist von verschiedenen Vögeln bekannt (DÜCKER, 1970, IMMELMANN, 1969 a, 1969 b, 1970).

Zuerst war uns aufgefallen, dass in einer Voliere gleichfarbige Wellensittiche bevorzugt nebeneinander sitzen (Abb. 1). Auch das Soziogramm, welches die Gliederung eines Schwarmes auf Grund der Intensität und Häufigkeit der sozialen Kontakte darstellt (Abb. 2), lässt diese Tendenz erkennen.

Die so gewonnene Hypothese soll nun experimentell geprüft werden. Gleichzeitig interessiert uns die Frage, wie die Präferenzen entstehen. Sind sie genotypisch determiniert, oder werden sie individuell gelernt? Wir berichten im folgenden über einen ersten Satz von Versuchen.

Wir beschränken uns vorerst auf den Einfluss der Körpergrundfarbe. Obwohl unser Material leider in Bezug auf Farbintensität und Prägnanz der Wellenzeichnung nicht ganz einheitlich war, genügt es für diesen Bericht, wenn wir zwei Klassen der Körpergrundfarbe unterscheiden: Grün und Blau. Für die erste Versuchsreihe, über die wir hier im wesentlichen berichten, benützten wir Wellen-

sittiche im Alter von 4 bis 9 Monaten, die bis zum Versuchsbeginn nur Artgenossen ihrer eigenen Körpergrundfarbe gesehen hatten, und zwar nur ihre Eltern und Geschwister.

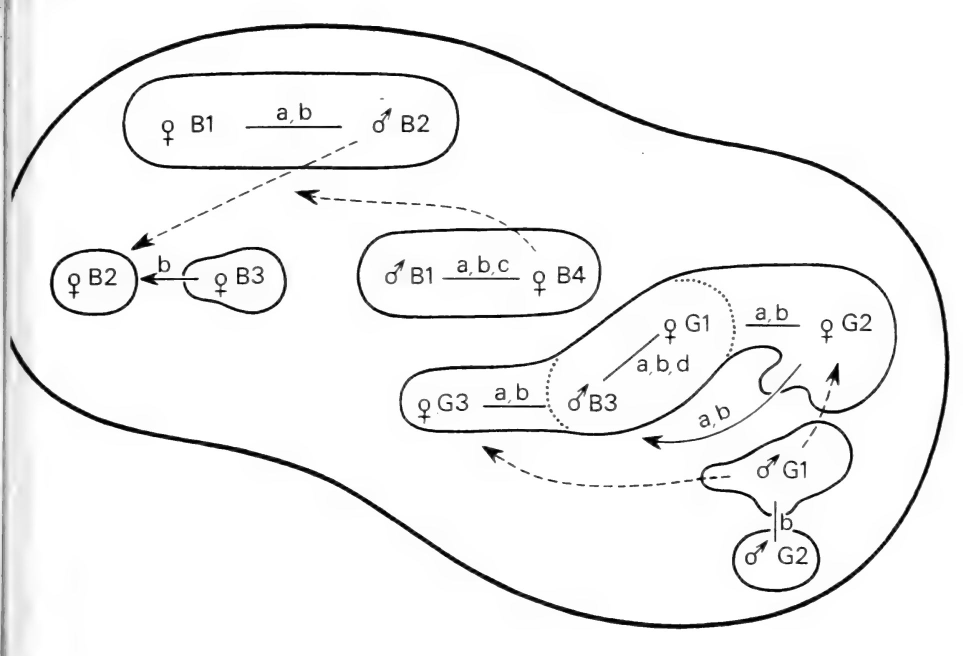


ABB. 2.

Übersichts-Soziogramm einer Gruppe von 5 blauen (B) und 5 grünen (G) Wellensittichen (12.11. — 10.12.65).
Signaturen: äussere Begrenzung = Gesamtgruppe; innere Felder = Untergruppen; Pfeile ohne weitere Angabe = Annäherung durch Anblicken und In die Nähe sitzen; a = Ansingen (von ♂♂ gegenüber ♀♀); b = Schnabelberührung; c = Partnerkraulen; d = Begattung. Details zur Darstellungsweise s. Stamm 1965. Quantitative Einzelheiten sind weggelassen.
Auch hier zeigt sich, dass Kontakte vorwiegend zwischen gleichfarbigen Individuen auftreten. Da keine Nistmöglichkeiten bestanden, treten die Paarbeziehungen nicht deutlich hervor.

Die Versuchsanordnung

Das Versuchstier wurde in den mittleren Abschnitt eines dreiteiligen Käfigs gesetzt (Abb. 3). Links und rechts von ihm, durch ein Gitter getrennt, befand sich je ein Wellensittich des anderen Geschlechtes, auf der einen Seite ein grüner, auf der anderen ein blauer.

Der mittlere Käfigteil war vorn durch eine Trennwand geteilt, so dass das Versuchstier sich entweder hinten aufhalten und dann beide Aussenvögel sehen konnte; oder das Versuchstier kam nach vorn auf die eine Seite. Die Trennwand war undurchsichtig, damit sich die Aussenvögel weniger beeinflussen konnten. Dem Versuchstier war allerdings die Sicht auf den entfernteren Artgenossen

genommen, sobald es auf einer Seite vorn im Käfig sass. Um eine Ortsbevorzugung zu erschweren, wurde der Käfig völlig symmetrisch gebaut und von oben gleichmässig beleuchtet. Auch der Raum, in dem der Käfig stand, wurde so weit als möglich symmetrisch gestaltet. Zudem wurden die Aussenvögel in wechselnden Zeitabständen gegeneinander ausgetauscht.

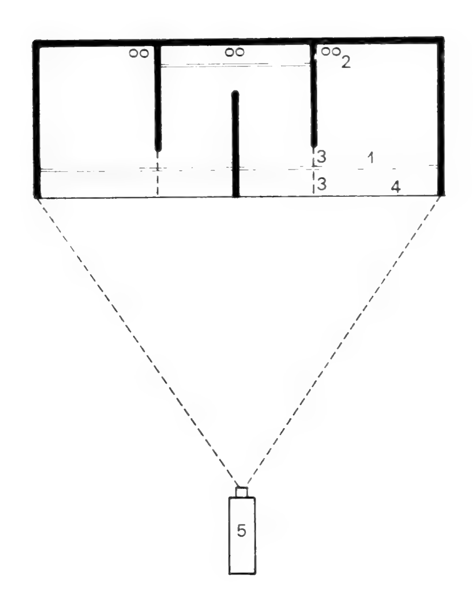


ABB. 3.

Grundriss der Versuchsanlage. Signaturen: 1 = vordere Sitzstange; 2 = Futter und Wasser; 3 = Gitter; 4 = Glasscheibe; 5 = Filmkamera. Masse des Gesamtkäfigs: Breite 120 cm, Tiefe und Höhe je 40 cm. Weggelassen sind die Beleuchtung und die Schaltuhr, die Licht und Kamera gleichzeitig ein- und ausschaltet.

Verhalten des Versuchstiers und Protokolltechnik

Das Versuchstier konnte sich an folgenden Orten aufhalten: auf einer der vorderen oder auf der hintern Sitzstange, auf dem Boden, am Trenngitter zu den Nachbarabteilen. Es konnte sich nichtsozial verhalten oder verschiedene Formen des sozialen Kontaktes (In-die-Nähe-sitzen, Anschauen des Partners, Ansingen, Schnabelberührung, u. U. Partnerkraulen und Partnerfüttern) zeigen.

Immelmann hatte zur Prüfung der entsprechenden Fragestellung bei Estrildiden jedes Versuchstier in 12 Versuchen (mit wechselnden Partnern) von je 30 Minuten Dauer getestet (IMMELMANN, 1969 b). Als Kriterium diente das Balzverhalten. Das ging gut, weil die Tiere sofort zu balzen beginnen. Auch verwendete IMMELMANN vorerst nur Männchen als Versuchstiere. Wir hatten beim Wellensittich mit folgenden Faktoren zu rechnen: 1. Die Tiere beginnen nicht sofort zu balzen. 2. Es sollen auch nichtsexuelle Kontakte berücksichtigt werden. 3. Die Präferenzen sind nicht sofort eindeutig. 4. Es sollen auch Weibchen getestet werden. Wir waren auf jeden Fall auf Langzeitbeobachtungen angewiesen. Darum musste die Aufzeichnung automatisiert werden.

Wir verwendeten dazu eine Super 8-Filmkamera mit Elektromotor, die am Morgen beim Einschalten des Lichtes automatisch in Betrieb gesetzt und am Abend ebenso ausgeschaltet wurde. Für die bisherigen Auswertungen genügte es, als Testkriterium den Aufenthalt im vorderen Käfigteil zu benützen. Das erlaubte, mit einer Frequenz von 1 Bild/min. auszukommen. Das genannte Testkriterium genügte vor allem, weil auch nichtsoziale Verhaltensweisen, z. B. Sichputzen und Ruhen, bevorzugt in der Nähe eines Sozialpartners durchgeführt wurden. Zum Fressen musste sich das Tier in den hinteren Käfigteil begeben und wurde dann nicht mehr gezählt.

Ergebnisse (vgl. Tabelle)

A. *Erste Hauptversuchsserie:* 18 Tests mit 18 verschiedenen Versuchstieren; als Aussenvögel wurden im ganzen 25 verschiedene Individuen verwendet, keines war dem Versuchstier früher begegnet.

1. Wellensittiche, die bisher nur Tiere ihrer eigenen Körpergrundfarbe (genaue Spezifikation s.oben) gesehen haben, bevorzugen die Nähe eines gleichgefärbten Sozialpartners. Wilcoxon-Rangtest bei H_0 50:50 (d.h. Versuchstier gleich häufig auf beiden Käfigseiten), einseitig, nach einer Session $p < 0{,}005$.

2. Weibchen reagieren eindeutiger als Männchen, halten sich im Durchschnitt länger beim gleichfarbigen Partner auf als die Männchen. Mann-Whitney-U-Test, einseitig, $p < 2{,}5\,\%$, jeweils über die ganze Versuchsdauer gezählt.

3. Grüne Individuen zeigen eine deutliche Tendenz, eindeutiger zu reagieren als die blauen. Mann-Whitney-U-Test über ganze Versuchsdauer, einseitig, p etwas grösser als 5%.

B. *Einzelversuche mit Individuen, die andersgefärbte Eltern oder Geschwister besassen.* Infolge der Heterozygotie des Zuchtmaterials traten die folgenden drei Individuen auf, deren Verhalten in den Tests uns Anregungen zu weiteren Versuchsserien geben können.

1. Das blaue Weibchen Nr. 9/2 hatte bis zum Versuchsbeginn am 132. Lebenstag nur seine grünen Eltern und Geschwister gesehen, die Eltern nur bis zum 76. Tag. In zwei je fünftägigen Wahlversuchen sass es insgesamt 89%, bzw. 88% der Wahlzeit beim grünen Aussenvogel. Für den zweiten Test waren neue Partner eingesetzt worden. An allen Tagen lagen die Werte eindeutig auf der gleichen Seite.

2. Das blaue Männchen Nr. 11/5 war bis zum 17. Lebenstag bei grünen Eltern, nachher bis zum Versuchsbeginn (234. Tag) bei blauen Stiefeltern und -geschwistern (Stiefeltern nur bis zum 33. Tag, Tag des Ausfliegens) gewesen. Es

wählte in zwei Versuchen mit je verschiedenen Aussenpartnern total 75%, bzw. 66% der Zeit den blauen Partner. Nur an je einem der in beiden Versuchen jeweils fünf Versuchssessionen wurde der andere Vogel bevorzugt.

Versuchstier	*Summe de Sessionen*						
blaue Männchen	A	A-B	A-C	A-D	A-E	A-F	A-G
Nr. 13/1	44*	66	65	52*			
Nr. 15/1	55	60	55*				
Nr. 21/2	52	50*	55	50*	51	53	58
Nr. 19/1	85	73	59*	56*	62		
Nr. 14/3	100	67	70	69			
grüne Männchen							
Nr. 7/1	37*	51	55				
Nr. 6/1	49*	71	64	64			
Nr. 3/5	85	84	69*	65	68		
blaue Weibchen							
Nr. 12/1	52	48*	54	62	59*	56*	
Nr. 15/2	52	48*	51	53	61		
Nr. 12/4	70	71	69	67			
Nr. 12/3	82	83	83	85	79*		
Nr. 12/5	46*	78	77	80			
grüne Weibchen							
Nr. 4/3	63	50*	64*	65	66		
Nr. 1/5	73	64	66	68			
Nr. 5/3	86	85	88	87	86		
Nr. 6/2	97	90	89				
Nr. 3/2	99	93	93				
Einzelversuche:							
♀B Nr. 9/2, 1. Vers.	28*	20*	16*	13*	11*		
Nr. 9/2, 2. Vers.	20*	18*	18*	15*	12*		
♂B Nr. 11/5, 1. Vers.	76	43*	36*	26*	25*		
Nr. 11/5, 2. Vers.	19*	48	36*	34*	34*		
♀G Nr. 9/1, 1. Vers.	73	66	76	78	76		
Nr. 9/1, 2. Vers.	96	98	95	96	97		

Summierte prozentuale Häufigkeit der Wahl des gleichfarbigen Partners (100% = Summe der Aufenthaltsdauer des Versuchstier in der linken, bzw. rechten Vorderpartie seines Käfigabteils). A, B, C... = einzelne Beobachtungssessionen. Die Sessionen sind verschieden lang und jeweils durch eine Nacht getrennt.

Die Ortsbevorzugungen konnten nicht eliminiert werden. Sie liegen für die Hälfte der Tiere links, für die andere Hälfte rechts, und betragen im Durchschnitt 2% ± 10%.

Die Tabelle soll nur einen Eindruck vom Verlauf der Versuche geben. Man beachte besonders die Verteilung der Tage, an denen der andersgefärbte Partner bevorzugt wurde (durch * ausgezeichnet).

3. Das grüne Weibchen Nr. 9/1 lebte bis zu seinem 79. Tag mit blauen Geschwistern bei grünen Eltern, darauf bis zum Versuchsbeginn (203. Tag) allein mit den Geschwistern. Es wählte in zwei Tests mit jeweils fünf Beobachtungstagen an allen Tagen den grünen Partner; total 76% bzw. 97% der Zeit, die es sich im vorderen Käfigteil aufhielt.

Interpretation der Versuchsdaten

Unter den geprüften Bedingungen zeigen Wellensittiche eine klare Bevorzugung von Partnern bestimmter Körpergrundfärbung. Allerdings handelt es sich nicht um Alles- oder Nichts-Wahlen. Die Vögel sitzen auch zum weniger beliebten Partner; sie zeigen übrigens zu ihm auch intensivere Kontaktformen. Selbst nach mehreren Sessionen der Wahl des einen Partners kann plötzlich während eines Tages der andere eindeutig bevorzugt werden.

Falls es sich weiter bestätigt, dass die Weibchen eindeutiger wählen als die Männchen, muss nach einer funktionellen Deutung gesucht werden. Die populationsgenetischen Konsequenzen dieser Situation werden von KALMUS und SMITH (1966) besprochen.

Die drei Einzelfälle mit abweichender Vorgeschichte sind so eindeutig, dass sie zur Aufstellung einiger Hypothesen dienen können:

1. Für die Determination der Färbungsbevorzugung scheint Lernen bedeutsam.
2. Der Lernprozess scheint wesentliche Kennzeichen der Prägung zu besitzen.
3. Als sensible Periode scheinen die ersten Tage nach dem Augenöffnen (10. Lebenstag) besonders bedeutsam. Darum war unser blaues Männchen Nr. 11/5 bereits auf die grüne Farbe geprägt, obwohl es am 17. Tag von seinen grünen Eltern getrennt worden war.
4. Da vor dem 15. Lebenstag die Gefiederfärbung der jungen Wellensittiche noch nicht erkennbar ist, scheint die Prägung vor allem auf die Gefiederfärbung der Eltern zu erfolgen.

Wenn die grünen Wellensittiche wirklich eindeutiger wählen als die blauen, dann könnte dies darauf beruhen, dass für die Determination der Präferenz neben dem Lernen (bzw. der Prägung) eine angeborene Tendenz besteht, den Wildtyp zu wählen. Eine solche Kombination genetischer und pägmatypischer (= durch Prägung; Begriff von Kalmus und Smith eingeführt) Verursachung ist bereits für andere Beispiele nachgewiesen worden (z. B. SCHUTZ, 1965, für die Kenntnis des Artgenossen als Geschlechtspartners bei Enten).

Im Laufe der geplanten Weiterführung der Versuche möchten wir die Versuchstechnik verbessern, andere Testsituationen (Stopfpräparate als Wahlobjekte; Möglichkeit des Zueinanderkommens der Partner) benützen, weitere Faktoren testen, die die Partnerwahl beeinflussen (andere Färbungsmerkmale, Intensität

des Kontaktverhaltens der Wahlpartner, soziale Stellung der beteiligten Tiere in einem Verband usw.), und schliesslich die Kausalfaktoren für die Entstehung der Färbungspräferenzen präziser zu erfassen suchen.

Zusammenfassung

Kann die Färbungsisomorphie wildlebender Wellensittiche auch davon herkommen, dass abweichend gefärbte Individuen in der sozialen (bzw. sexuellen) Selektion benachteiligt sind? — In unseren Versuchen konnten grün-bzw. blaugefärbte Wellensittiche, die bisher nur Artgenossen der eigenen Körperfärbung gesehen hatten, zwischen einem grünen und einem blauen Partner wählen. Alle bevorzugten eindeutig Partner der ihnen bekannten Färbung. Die oben gestellte Frage kann also bejaht werden.

Wir fanden auch, dass grüne Individuen der Tendenz nach eindeutiger wählen als blaue, Weibchen signifikant eindeutiger als Männchen. — Einige Wellensittiche, die von anders gefärbten Eltern grossgezogen worden waren, wählten Partner, die wie die Eltern gefärbt waren. Auch ein blaues Männchen, das bereits mit 17 Tagen von den grünen Eltern getrennt worden war und dann nur noch Geschwister und Stiefeltern seiner eigenen Farbe sehen konnte.

Über die Determination der Färbungspräferenz können erste Arbeitshypothesen vorgeschlagen werden. Ihre Prüfung soll folgen.

Résumé

La préférence à choisir comme partenaires des individus de leur propre couleur peut-elle être une des causes de l'isomorphie des perruches ondulées *(Melopsittacus undulatus)* vivant en liberté ? — Lors d'expériences, des perruches vertes, respectivement bleues, n'ayant connu jusqu'alors que des congénères de leur propre couleur, ont eu la possibilité de choisir un partenaire vert ou bleu. Toutes les perruches ont préféré des partenaires de la couleur qui leur était familière. Nous pouvons donc répondre affirmativement à la question posée ci-dessus.

Nous avons constaté également que les individus verts ont tendance à choisir de manière plus prononcée que les bleus. Et il est significatif que les femelles choisissent de manière plus prononcée que les mâles. — Des perruches élevées par des parents de couleur différente de la leur ont choisi par la suite des partenaires ayant la même couleur que leurs parents: Par exemple un mâle bleu qui a été séparé de ses parents verts à son 17e jour de vie et qui après cela n'a plus vu que des congénères bleus.

Des hypothèses sur les causes ayant déterminé la préférence d'une couleur sont proposées. Leur analyse va suivre.

Summary

Could the preference to choose as social partners individuals of their own coloration be one of the causes of the isomorphism of budgerigars (*Melopsittacus undulatus)* in free-living populations? — Green budgerigars and blue ones, which had only seen conspecifics of their own colour before, could choose between a green and a blue partner. They all preferred to sit near the bird with the coloration familiar to them. Therefore our question can be answered by the affirmative.

Green individuals choose somewhat more clearly than blue ones, females significantly more clearly than males. — Some budgerigars with parents of another coloration preferred partners of the coloration of their parents, even one blue male, which had been separated from them at his 17th day of life, and had from then on only seen blue birds.

Hypotheses about the causes that have fixed the colour preference are proposed. We shall test them in due course.

LITERATUR

Dücker, Gerti. 1970. *Untersuchungen über die hormonale Beeinflussbarkeit der Farbbevorzugung von Feuerwebern.* J. Orn. 111: 19—29.

Enehjelm, C. af. 1957. *Das Buch vom Wellensittich.* Pfungstadt.

Immelmann, K. 1966. *Die australischen Plattschweifsittiche.* Wittenberg-Lutherstadt. 128 S.

— 1969 *a. Ökologische und stammesgeschichtliche Betrachtungen zum Prägungsphänomen.* Zool. Anz. 183: 1—12.

— 1969 *b. Über den Einfluss frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden.* Z. Tierpsych. 26: 677—691.

— 1970. *Zur ökologischen Bedeutung prägungsbedingter Isolationsmechanismen.* Verh. Zool. Ges. Köln: 304—314.

Kalmus, H. und Sheila M. Smith. 1966. *Some evolutionary consequences of pegmatypic mating systems* (imprinting). Am. Nat. 100: 619—635.

Schutz, F. 1965. *Sexuelle Prägung bei Anatiden.* Z. Tierpsych. 22: 50—103.

Stamm, R. A. 1965. *Das soziale Verhalten und die Gruppendynamik von Vögeln.* Habilitationsschrift Basel, Mskr., 170 S.

N° 33. **P. Tardent**[1] und **F. Stössel**. — Die Mechanorezeptoren der Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* (Athecata, Capitata). (Mit 5 Textabbildungen)

Zool. Institut, Universität Zürich

1. Einleitung

Die Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* reagieren ausserordentlich rasch und heftig auf Berührungsreize oder auf Vibrationen, die in unmittelbarer Nähe der Polypen erzeugt werden. Besonders empfindlich auf Berührungsreize sind die an der Basis der Polypen in einem Kranz angeordneten filiformen Tentakel (Stössel und Tardent, 1971). Werden diese mit einer feinen Glasnadel nur leicht berührt, beugt sich der distale Abschnitt des Polypen reflexartig in Richtung der Reizquelle. Diese Reaktion erfolgt bei *Coryne pintneri* so rasch, dass es dem Experimentator meist nicht gelingt, das Instrument, mit dem der Reiz gesetzt wurde, dem Zugriff der geknöpften, mit Nematocyten bewehrten Tentakel zu entziehen (Stössel und Tardent, 1971). Diese Beobachtung bestärkte uns in der Vermutung, dass die filiformen Tentakel mit wirksamen Mechanorezeptoren ausgerüstet sein müssen.

Bei Hydroidpolypen konnten mit Hilfe des Elektronenmikroskops Zellen gefunden werden, deren strukturelle Eigenarten Rezeptoreigenschaften vermuten lassen (Lentz, 1966), aber es war bis heute nicht möglich, diesen Zellen eine eindeutige Funktion zuzuordnen. Bei den vermuteten Rezeptoren der filiformen Tentakel der drei obengenannten Arten, muss es sich aber — wie aus dem Verhalten geschlossen werden darf — mit grösster Wahrscheinlichkeit um Mechanorezeptoren handeln. Es schien uns deshalb wünschenswert, mit licht- und elektronenoptischen Methoden nach diesen Sinneszellen zu suchen und deren Struktur so weit als möglich zu charakterisieren.

2. Material und Methode

Angaben über Herkunft und Haltung der drei untersuchten Arten wurden in einer anderen Arbeit gemacht (Stössel und Tardent, 1971). Für die Unter-

[1] Diese Arbeit wurde mit Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" (Gesuch 3.205.69) durchgeführt. Den Herren V. Schmid und J. Zihler danken wir für die Hilfe bei der Herstellung der EM-Aufnahmen.

suchungen mit Phasenkontrast (Vergr. 640 und 1600 ×) wurden einzelne Polypen mit einem ca. 1 cm langen Stoloabschnitt aus der Kolonie herausgeschnitten und lebend unter einem mit Plastilinfüsschen versehenen Deckglas untersucht.

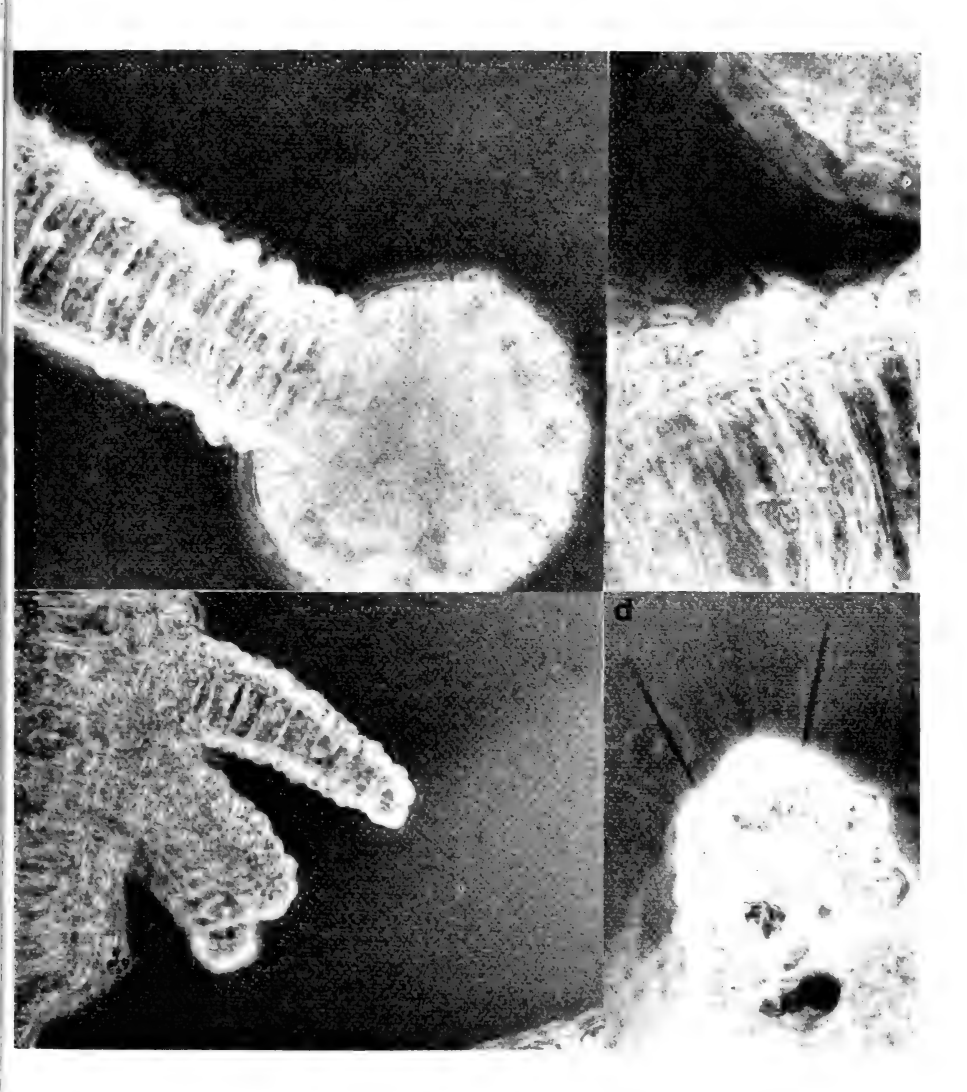


ABB. 1.

Coryne pintneri: Phasenkontrastaufnahmen von Stereocilien:

a) geknöpfter Tentakel mit Stereocilien auf der Oberseite des Tentakelschafts und in der Nesselbatterie (205 ×).

b) einzelnes Stereocilium auf dem Schaft eines geknöpften Tentakels (478 ×).

c) 3 filiforme Tentakel mit Stereocilien (184 ×).

d) Spitze eines filiformen Tentakels mit Stereocilien (318 ×).

Die für die elektronenoptischen Untersuchungen bestimmten Polypen (*Coryne pintneri*) wurden zuerst in einer Wachsschale so zerlegt, dass das eine Fragment den basalen Teil des Polypen mit den filiformen Tentakeln, der andere den distalen mit den geknöpften Tentakeln umfasst (Abb. 2). Diese Fragmente wurden mit Glutaraldehyd (1 h) und Osmiumtetroxyd (1 h) fixiert und in Durcupan (Fluka AG) eingebettet.

3. Resultate

Die photomikroskopische Inspektion aller drei Arten hat gezeigt, dass die filiformen Tentakel, die keine Nematocyten enthalten, mit einer variierenden Zahl (5—15 je Tentakel) von langen, freistehenden und unbeweglichen Cilien

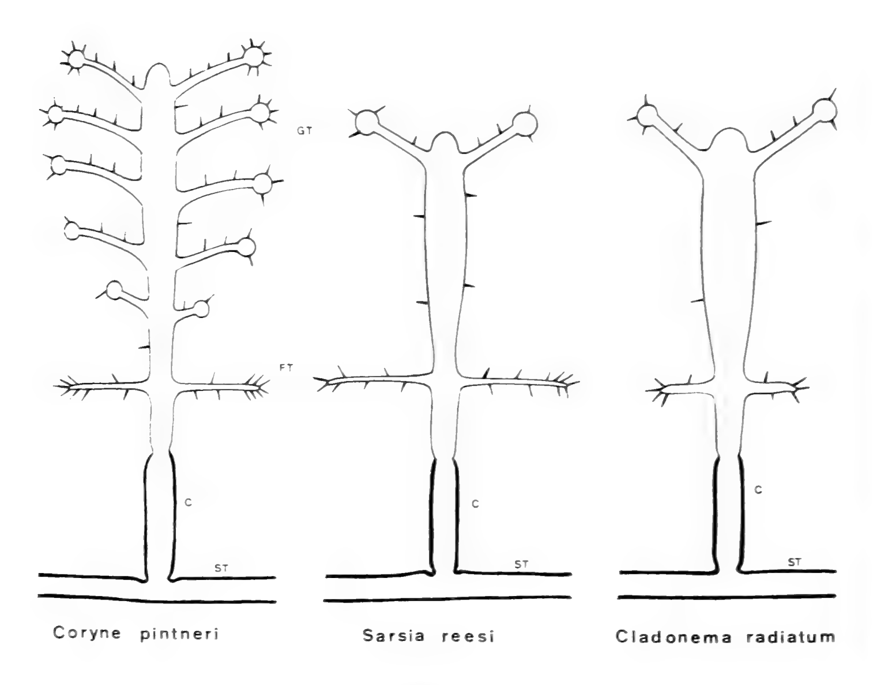


Abb. 2.

Verteilung der Stereocilien auf dem Polypenkörper.
(C = Caulus, FT = filiforme Tentakel, GT = geknöpfte Tentakel, ST = Stolonen).

besetzt sind (Abb. 1 *c, d*; Abb. 3). Ausser auf den filiformen Tentakeln finden sich diese Stereocilien auch vereinzelt an der über den filiformen Tentakeln liegenden Rumpfsäule, sowie in grösserer Zahl an den geknöpften Tentakeln

(Abb. 1 *a*, 2). Besonders dicht stehen sie dort auf der Oberseite des Tentakelschaftes (Abb. 1, *a*) und zwischen den Nematocyten der keulenförmingen Tentakelspizen. Sie ragen deutlich über die viel kürzeren Cnidocile der Nematocyten heraus. Am basalen Teil des Polypen und an den von einem dicken Perisarc überzogenen

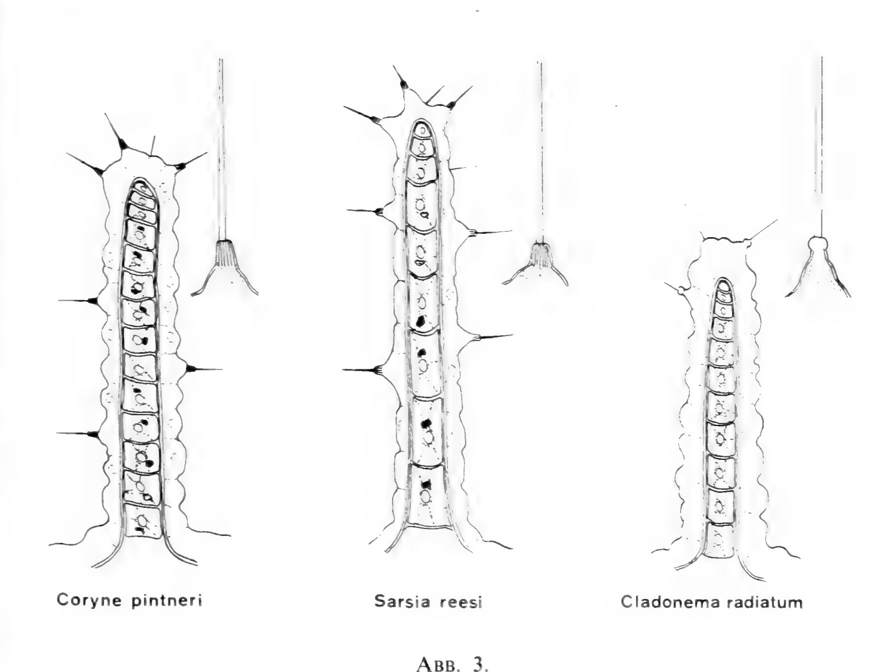


ABB. 3.

Bau und Anordnung der Stereocilien auf den filiformen Tentakeln.

Stolonen fehlen vergleichbare Strukturen. Es handelt sich hier zweifellos um die schon von SCHULZE (1873) für *Sarsia* erwähnten „Palpocilien" und die von JICKELI (1883) bei *Cladonema* gefundenen „Stiftzellen".

Der über die Epitheloberfläche hinausragende Teil des Ciliums ist 7—8 × länger als das Cnidocil der Nematocyten und erreicht bei *Coryne* 30—70 μ, bei *Sarsia* 50—60 μ und bei *Cladonema* 45—55 μ. Der Durchmesser seiner Basis liegt im Grössenbereich von 0.3—0.4 μ. Das Cilium entspringt, wie äusserlich feststellbar ist (Abb. 1 *b*, 3), einem konischen *(C. pintneri, S. reesi)* oder einem kugelförmigen *(Cl. radiatum)* Sockel.

Die Rekonstruktion (Abb. 5) dieser Cilienzellen aufgrund elektronenmikroskopischer Schnitte (Abb. 4) ist noch lückenhaft. Der Zellkörper der meist rechtwinklig zur Mesoglöa stehenden, länglichen Cilienzelle wird von einer benachbarten Epithelzelle ganz umschlossen. Es gibt mehrere Hinweise dafür, dass die Epithelzelle von der Cilienzelle durchstossen wird (Abb. 4 *c*). Basale

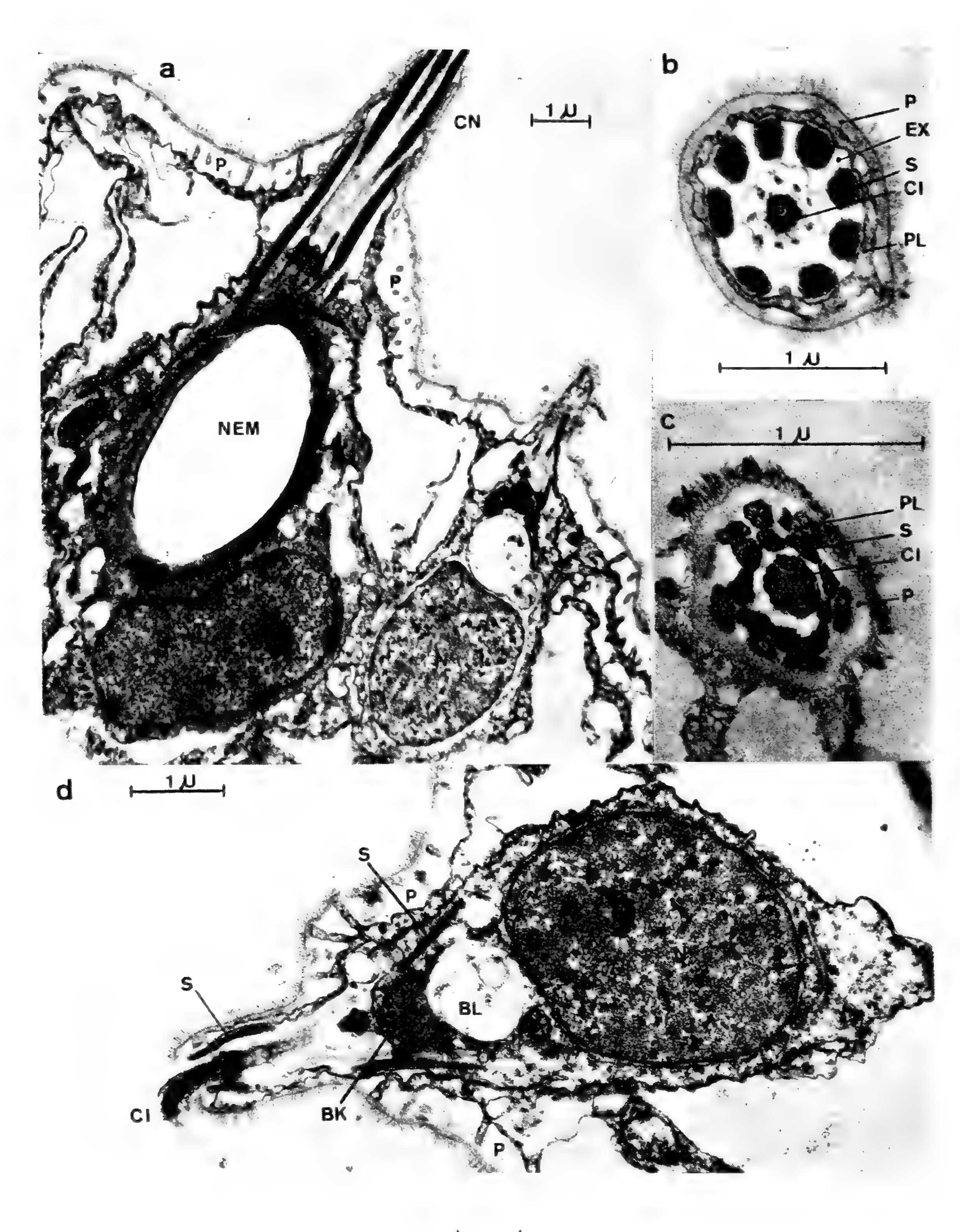


ABB. 4.

a) links: Nematocyte mit Cnidocil; rechts: Cilienzelle aus dem geknöpften Tentakel von *Coryne pintneri.*

b) Querschnitt durch die Basis des Cnidocils einer Stenothele von *Coryne pintneri.*

c) Querschnitt durch den Ciliensockel einer Cilienzelle von *Coryne pintneri.*

d) Paramedianer Längsschnitt durch eine Cilienzelle aus dem filiformen Tentakel von *Coryne pintneri.* BK = Basalkörper, BL = Blase, CI = Cilium, CN = Cnidocil, EX = extracellulärer Raum, N = Nucleus, NEM = Nematocyste, P = Perisarc, PL = Plasma der Hüllzelle, S = Stäbchen.

Fortsätze oder synaptische Kontakte mit Neuronen konnten bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

Der im Zentrum der Zelle lokalisierte Kern ist apikal meist leicht eingedällt (Abb. 4 *d*). In dieser Eindällung liegt eine stets vorhandene, optisch leere, blasenförmige Vakuole, die von einem Körper überdacht ist, der wahrscheinlich

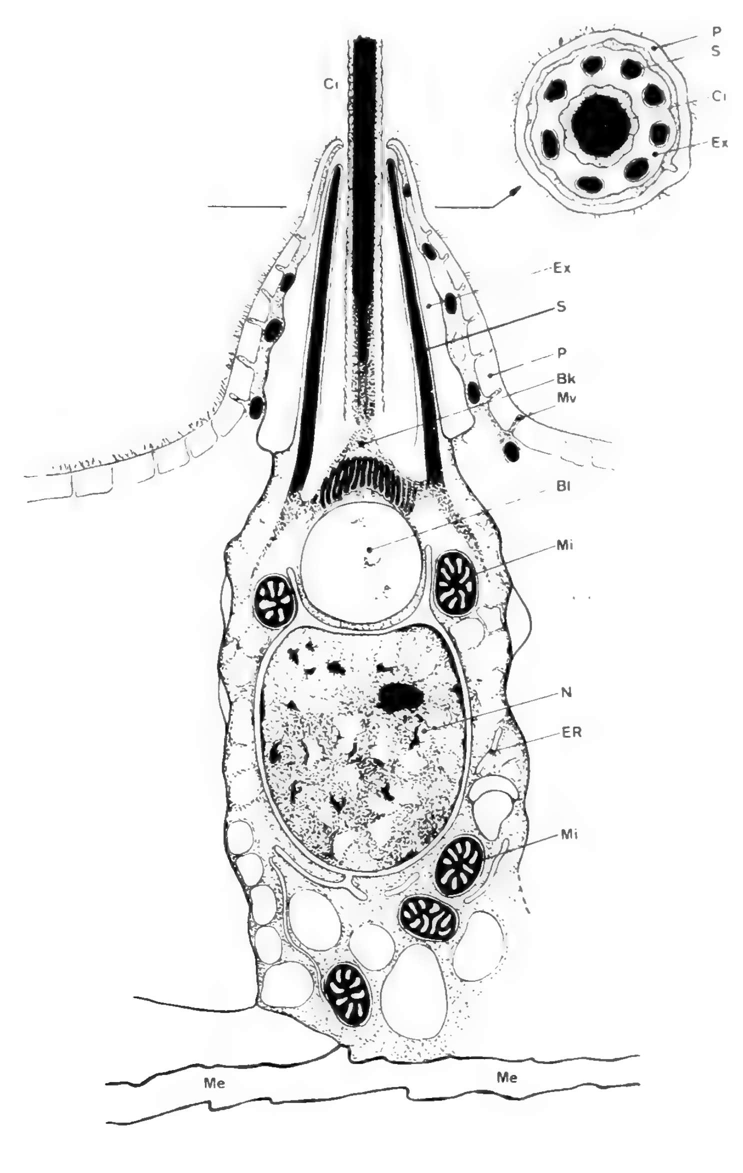


ABB. 5.

Rekonstruktion der Cilienzelle von *Coryne pintneri*. (Bk = Basalkörper des Ciliums, Bl = Blase, Ci = Cilium, ER = endoplasmatisches Reticulum, Ex = extracellulärer Raum, Me = Mesoglöa Mi = Mitochondrien, Mv = Microvilli, N = Kern, P = Perisarc, S = Stützstäbchen).

mit dem Basalkörper des Ciliums identisch ist. Aufschlussreiche Bilder über die Feinstruktur des elektronendichten Cilienschafts stehen noch aus. Deutliche Randfibrillen, wie sie auf Schnitten des Cnidocils (Abb. 4 *b*) deutlich in Erscheinung treten, scheinen beim Stereocilium (Abb. 4 *c*) zu fehlen. Die Basis des Ciliums ist von einem Kranz von 9 konisch angeordneten kompakten Stäbchen umgeben, die einen Durchmesser von 0.2—0.25 μ haben und sich seitlich des Basalkörpers und der Blase tief im Cytoplasma verankern. Der freistehende Teil der von der

Zellmembran umhüllten Stäbchen ragt in einen extracellulären Raum hinein, der von einem konisch aufgeworfenen Teil der benachbarten Hüllzelle umschlossen wird (Abb. 5). Es handelt sich dabei um den lichtoptisch deutlich in Erscheinung tretenden „Sockel" des Ciliums (Abb. 1 *b*, 3).

Das Cytoplasma der Cilienzelle ist reich an Mitochondrien, von denen ein Teil ringförmig um die über dem Kern liegende, grosse Vakuole angeordnet ist. Ein meist glattes, aber nicht sehr ausgedehntes ER und Golgi-Apparate sind vorhanden. Die Basis der Zelle ist durch die Anwesenheit vieler optisch leerer Vakuolen gekennzeichnet, die mit einer dichtstehenden Population von Mitochondrien durchsetzt sind. Die Vakuolen drängen sich besonders dicht entlang der Zellmembran. Ob es sich dabei um synaptische Bläschen handelt, sei vorläufig dahingestellt. Die Feinstruktur der epidermalen Hüllzelle ist noch nicht im Detail untersucht. Sie unterscheidet sich aber deutlich von derjenigen der trivialen, stark vakuolisierten Epidermiszellen der filiformen oder geknöpften Tentakel.

4. Diskussion

Ob es sich bei den beschriebenen Cilienzellen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* tatsächlich um Mechanorezeptoren handelt, können selbstverständlich erst elektrophysiologische Untersuchungen entscheiden. Für die postulierte Funktion spricht die Tatsache, dass am Körper dieser Polypen eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der Empfindlichkeit gegenüber Berührungsreizen einerseits und der Verteilung der Cilienzellen (Abb. 2) andererseits festgestellt werden konnte. Ausserdem zeigen sie eine grosse Aehnlichkeit mit Mechanorezeptoren, wie sie für Plathelminthen (Macrae, 1967; Lyons, 1969), Anneliden (Dorsett und Hyde, 1969; Storch und Welsch, 1969) oder Insekten (Thurm, 1970) beschrieben wurden.

Wir vermuten, dass die Cilienzelle zusammen mit der sie umhüllenden Epithelzelle eine Funktionseinheit darstellt, und zwar in ähnlicher Weise, wie dies z.B. für die campaniformen Sensillen der Halteren von Fliegen der Fall ist (Kuwabara, 1967; Thurm, 1970). Dort wird die modifizierte Cilienzelle von der tormogenen und trichogenen Zelle umfasst. Die Untersuchung der Feinstruktur und der zwischen der Cilienzelle und der Epithelzelle herrschenden strukturellen Beziehungen sind im Gange.

Auffallend ist die strukturelle Übereinstimmung des ciliären Anteils der Rezeptorzelle (Abb. 4 *c*) mit dem Cnidocil (Abb. 4 *a*, *b*) der Nematocyten (Slautterback, 1967). In beiden Fällen steht das Cilium inmitten eines Kranzes von konisch angeordneten Stäbchen. Slautterback, (1967), der die Feinstruktur der Nematocyten und des Cnidocils von *Hydra* eingehend beschreibt, bezeichnet

diese stäbchenförmigen Gebilde als „Stereocilien". Wir neigen zur Auffassung, dass es sich sowohl im Fall der Nematocyten wie im Fall der Rezeptorzelle nicht um Strukturen mit ciliärem Charakter handelt und bezeichnen sie deshalb vorläufig als „Stäbchen". LENTZ (1966) nennt sie „supporting rods".

Diese nicht übersehbare Übereinstimmung im Feinbau beider Ciliärapparate legt die Vermutung nahe, beide hinsichtlich ihrer Funktion so verschiedenen Zellen, Nematocyte und Sinneszelle, könnten einen nicht allzuweit zurückliegenden, gemeinsamen stammesgeschichtlichen Ursprung haben. Ist die Nematocyte eine spezialisierte Form eines primitiven Mechanorezeptors ? Man könnte noch weiter gehen und fragen, ob bei den Hydroidpolypen, die wie z.B. *Hydra* im Ektoderm keine Cilienzellen im Sinne der hier beschriebenen aufweisen, nicht die Nematocyten mit ihrem Cnidocil die Funktion von Mechanorezeptoren übernehmen. Die funktionelle Bedeutung ginge damit weit über die der Koordination der Nematocyten-Entladungen hinaus (vergl. SLAUTTERBACK, 1967).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Ektoderm der filiformen und geknöpften Tentakel und des Rumpfes der Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* enthält Cilienzellen, die vermutlich die Funktion von Mechanorezeptoren ausüben.
2. Die Feinstruktur dieser von einer epithelialen Hüllzelle umschlossenen Cilienzelle wird beschrieben.
3. Es wird auf die strukturellen Übereinstimmungen zwischen dem Ciliärapparat der Sinneszelle und demjenigen der Nematocyten (Cnidocil) hingewiesen.

SUMMARY

1. The ectoderm of the filiform and capitate tentacles and of the body column of the polyps of *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* and *Cladonema radiatum* contains ciliary cells, which probably act as mechanoreceptors.
2. The fine structure of these cells, which are imbedded in an epithelial cell, is described.
3. The authors emphasize the striking similarity between the ciliary apparatus of both sensory cells and nematocytes (cnidocil).

Résumé

1. L'ectoderme des tentacules filiformes et capités de la colonne des polypes de *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* et *Cladonema radiatum* contient des cellules ciliaires qui jouent probablement le rôle de mécanorécepteurs.
2. Les auteurs décrivent la structure fine de ces cellules, qui sont incluses dans des cellules épithéliales.
3. Il y a une similarité frappante entre l'appareil ciliaire des cellules sensorielles et celui des nématocystes (cnidocil).

LITERATUR

Dorsett, D. A. und R. Hyde. 1969. *The fine Structure of the Compound Sense Organs on the Cirri of Nereis diversicolor*. Z. Zellforsch. 97: 518—527.

Jickeli, C. 1883. *Der Bau der Hydroidpolypen*. Morph. Jahrb. 8: 580—680.

Kuwabara, M. 1967. *The Fine Structure of the Campaniform Sensillum on the Haltere of the Fleshfly Boettcherisca peregrina*. J. Electron Microscopy 16: 302—312.

Lentz, Th. L. 1966. *The Cell Biology of Hydra*. North Holland Publ. Co. Amsterdam.

Lyons, K. M. 1969. *Sense Organs of Monogenean Skin Parasites ending in a Typical Cilium*. Parasitology 59: 611—623.

Macrae, E. K. 1967. *The fine Structure of Sensory Receptor Processes in the Auricular Epithelium of the Planarian Dugesia tigrina*. Z. Zellforsch. 82: 479—494.

Schulze, F. E. 1873. *Über den Bau von Syncoryne sarsii (Lovèn) und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa*. Leipzig.

Slautterback, D. B. 1967. *The Cnidoblast-Musculoepithelial Cell Complex in the Tentacles of Hydra*. Z. Zellforsch. 79, 296—318.

Storch, V. und U. Welsch, 1969. *Zur Feinstruktur des Nuchialorgans von Eurythoe complanata (Pallas) (Amphiniomidae, Polychaeta)*. Z. Zellforsch. 100: 411—420.

Stössel, F. und P. Tardent, 1971. *Die Reaktionsmuster von Coryne pintneri und Sarsia reesi (Athecata, Capitata) auf Berührungsreize*. Rev. Suisse Zool. 78, 689—697.

Thurm, U. 1970. *Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände*. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 64, 79—88. Gustav Fischer Verlag.

N° 34. F. Stössel und P. Tardent[1]. — Die Reaktionsmuster von *Coryne pintneri* und *Sarsia reesi* (Athecata, Capitata) auf Berührungsreize. (Mit 5 Textabbildungen)

Zool. Institut, Universität Zurich

1. Einleitung

Coryne pintneri (Schneider, 1897) und *Sarsia reesi* (Vannucci, 1956) sind koloniale, zur Familie der *Corynidae* gehörende Athecata. Die beiden Arten (Abb. 1) besitzen geknöpfte Tentakel und eine variierende Zahl von filiformen Tentakeln. Letztere enthalten keine Nematocyten. Sie sind kranzförmig an der Basis des Polypen angeordnet und dienen, wie aus Vorversuchen zu schliessen ist, der Wahrnehmung von mechanischen Reizen. Eine schwache Berührung dieser Tentakel oder eine in ihrer Nähe befindliche Vibrationsquelle führen zu einer heftigen Reaktion des Polypen, dessen distaler Teil sich blitzschnell in Richtung des gereizten Tentakels krümmt (Abb. 2 *b*).

Die physiologisch-oekologische Bedeutung dieses Verhaltens lässt sich wie folgt interpretieren: Die beiden Arten haben kurze, mit endständigen Nesselbatterien bewehrte Tentakel, die wegen ihres geringen Aktionsradius für den Fang schwimmender oder schwebender Beutetiere ungeeignet sind. Schwimmende oder über das Stolonensystem kriechende Beutetiere lösen entweder durch direkte Berührung der filiformen Tentakel oder indem sie Vibrationen erzeugen, die erwähnte Reaktion des Polypen aus, der dank der richtungsweisenden Information auf die Beute zuschnellt und diese mit den kurzen Oraltentakeln nesselt und aufnimmt. Die geknöpften Tentakel ihrerseits sind auch in der Lage, lokal gesetzte mechanische Reize durch zeitgerichtete Reaktionen zu beantworten (Abb. 2 *a*).

Im Zusammenhang mit dieser Beobachtung ergeben sich folgende Fragen:

1. Wie ist das regionale Reaktionsmuster auf Berührungsreize hin?

2. Welcher Art ist das in den filiformen Tentakeln lokalisierte Rezeptorsystem?

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der ersten Frage, während die zweite Gegenstand einer anderen Untersuchung (Tardent und Stössel, 1971) ist.

[1] Diese Arbeit wurde mit der Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" (Gesuch 3.205.69) durchgeführt..

2. Material und Methode

Die aus dem Litoral von Banyuls-sur-Mer stammenden Kolonien von *Coryne pintneri* und *Sarsia reesi* (Artbestimmung nach Brinckmann, 1970) werden im Laboratorium in grossen Rahmenaquarien und kleineren Standardschalen gezüchtet. Das künstlich hergestellte Meerwasser (hW-Meersalz, Wiegandt)

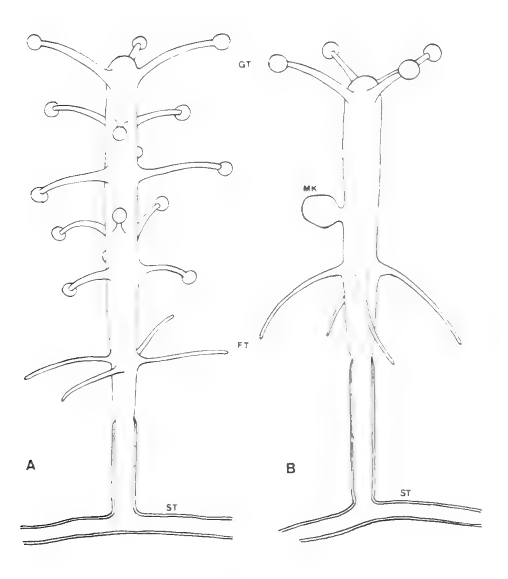


Abb. 1

Einzelpolypen von A) *Coryne pintneri*, B) *Sarsia reesi*. (C = Caulus, FT = filiforme Tentakel, GT = geknöpfte Tentakel, MK = Medusenknospe, ST = Stolo).

wird auf 18°C gekühlt. Gut gedeihende Kolonien sind einem 12-stündigen Hell-Dunkel-Wechsel ausgesetzt und werden in Abständen von 2—3 Tagen mit frisch geschlüpften Nauplii von *Artemia salina* gefüttert.

Beobachtungen über Reizbeantwortung wurden unter dem Binokular (Vergr. 16 ×) in Standardschalen (200 ccm) an ausgewachsenen, in den Kolonien integrierten Polypen durchgeführt, die stets 2—3 Tage vor Versuchsbeginn zum letzten Mal gefüttert wurden.

Die mechanische Reizung erfolgte mit einer fein ausgezogenen Nadel aus blauem Pyrex-Glas, die mit einem selbstgebauten, mechanisch betätigten Mikromanipulator bewegt wurde.

3. Das Reaktionsmuster

Die Polypen von *Coryne pintneri* und *Sarsia reesi* zeigen auf mechanische Reizung hin zwei deutlich voneinander unterscheidbare Reaktionen, deren Verläufe in Abb. 2 dargestellt sind: Die eine ist lokaler Natur und wird dann

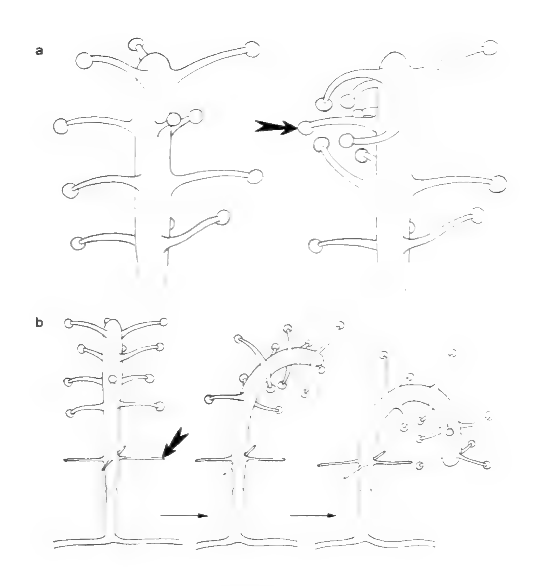


Abb. 2.

Coryne pintneri: Beantwortung von Berührungsreizen. *a)* Klammerbewegung der geknöpften Tentakel bei Berührung eines Tentakels; *b)* Beugungsreaktion nach mechanischer Reizung eines filiformen Tentakels (die Pfeile bezeichnen den Reizort).

ausgelöst, wenn der distale Bereich des Polypen mechanisch gereizt wird, wobei sich die dem Reizort benachbarten Tentakel zangenartig in Richtung der Reizquelle krümmen (Abb. 2 *a*).

Die zweite Reaktionsart äussert sich in einer ausserordentlich raschen Krümmung des ganzen Polypen in Richtung der Reizsetzung (Abb. 2 *b*). Mit diesem Verhalten beantwortet der Polyp eine Berührung der filiformen Tentakel (Abb. 1), oder gelegentlich auch eine Reizung der diesen Tentakeln unmittelbar benachbarten Rumpfregion.

a) *Lokale Reaktionen der geknöpften Tentakel*

Die in Abb. 2 *a* dargestellte, lokale Reaktion, an der nur die geknöpften Tentakel teilhaben, tritt dann ein, wenn die endständigen Nesselbatterien und/oder der Schaft der geknöpften Tentakel mechanisch gereizt werden. Mit unterschiedlichem Erfolg kann diese Reaktion auch durch Reizung der im Bereich der geknöpften Tentakel liegenden Rumpfsäule ausgelöst werden.

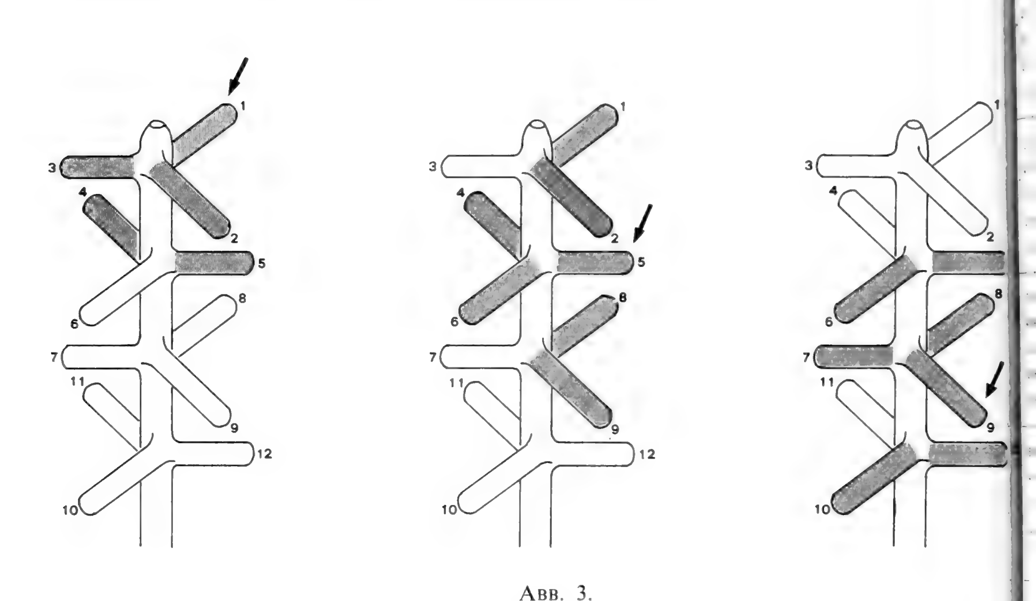


Abb. 3.

Coryne pintneri: Reaktionsmuster der geknöpften Tentakel nach Berührung (Pfeil) einzelner geknöpfter Tentakel. Nur die schraffierten Tentakel reagieren durch Beugung in Richtung der Reizquelle (vergl. Abb. 2 *a*).

Bei *Sarsia reesi* (Abb. 1 *b*), die nur 4—5 perihypostomiale Tentakel besitzt, biegen sich diese in Form einer Zangenbewegung (Fangreaktion) in Richtung der Reizquelle.

Bei *Coryne pintneri*, die mehrere Wirtel geknöpfter Tentakel besitzt (Abb. 1 *a*), ist die Zahl der an der beschriebenen Reaktion beteiligten Tentakel vom Ort der Reizsetzung abhängig (Abb. 3). Wird z.B. einer der zum obersten Wirtel gehörenden Tentakel gereizt (Abb. 3 *a*), biegen sich die beiden andern Tentakel des gleichen Wirtels, sowie 2 Tentakel des nächst-tieferliegenden Wirtels auf die Reizquelle hin. Bei Berührung eines Tentakels des 2. oder 3. Wirtels (Abb. 3 *b*, *c*) können alle Tentakel dieses Wirtels sowie maximal je 2 Tentakel der benachbarten Wirtel reagieren. Es sind dies, wie aus Abb. 3 hervorgeht, stets die Tentakel, die bezogen auf den gereizten Tentakel im kollateralen Sektor der Rumpfsäule

liegen. Gegenständige Tentakel benachbarter Wirtel zeigen bei einmaliger Reizung keine Reaktion.

Es handelt sich hier demzufolge um eine relativ langsame, örtlich begrenzte Reaktion einzelner, der Reizquelle benachbarter Tentakel. Bei der Berührung

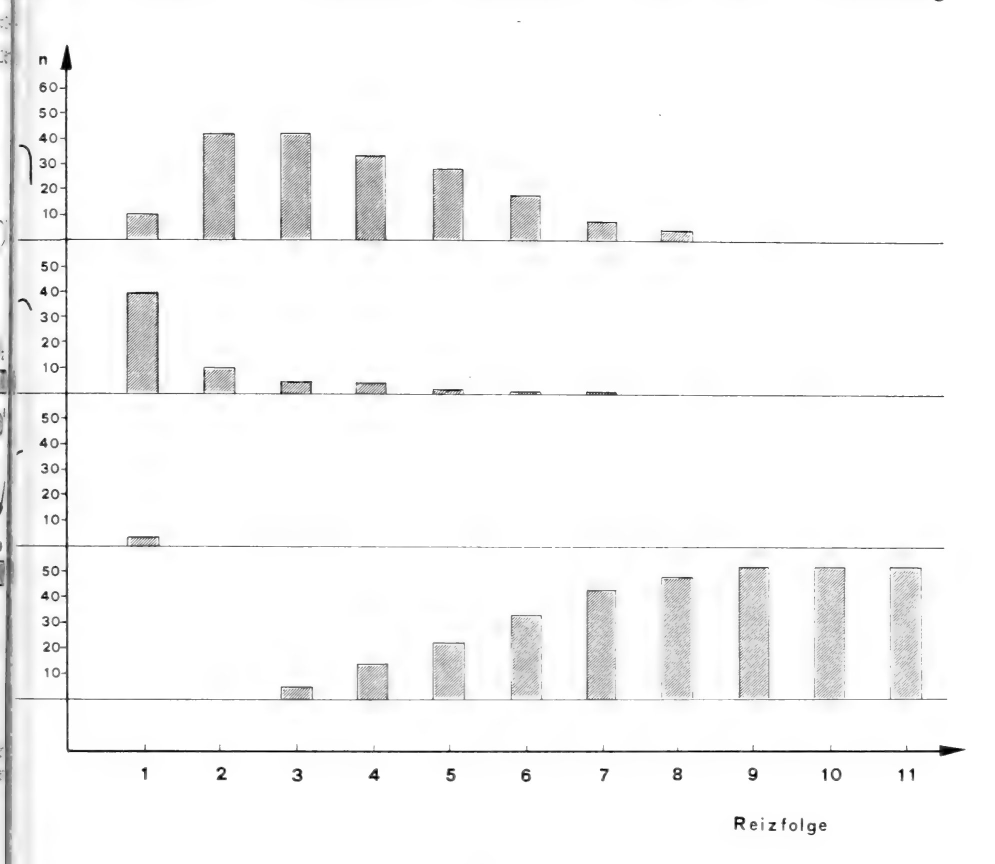


Abb. 4.

Coryne pintneri: Reaktionen von 53 Einzelpolypen auf wiederholte Berührung des gleichen filiformen Tentakels (Habituationsverlauf). Die Intervalle zwischen den einzelnen Reizsetzungen betragen 10 Sekunden. a = keine Reaktion; b = schwache Reaktion; c = mittlere und d = starke Beugungsreaktion (n = Zahl der Polypen).

der basalen geknöpften Tentakel kann es ausser dem soeben beschriebenen Verhalten zu einer Beugungsreaktion kommen, wie sie ausgelöst wird, wenn die filiformen Tentakel gereizt werden.

b) *Die Beugungsreaktion*

Die Beugungsreaktion, ausgelöst durch eine Berührung der filiformen Tentakel (Abb. 2 *b*) erfolgt bei *Coryne pintneri* so rasch, dass es dem Experi-

mentator anfänglich nicht gelang, das Instrument dem Zugriff der geknöpften Tentakel zu entziehen. Die entsprechende Reaktion von *Sarsia reesi* ist wesentlich langsamer.

Je nach Situation äussert sich die Reaktion nur in einer teilweisen Beugung des Polypen (Abb. 2 *b*), was sehr oft bei einer erstmaligen Reizung eines filiformen Tentakels der Fall ist (Abb. 4). Bei wiederholter Reizung des gleichen

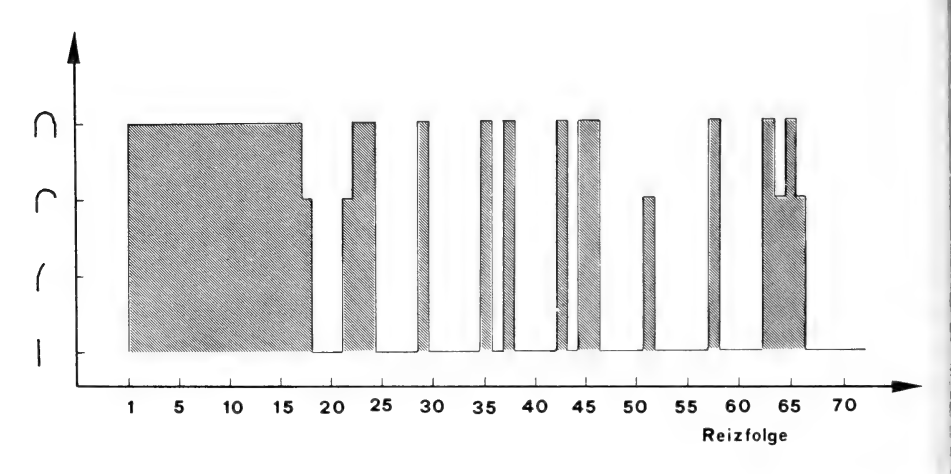


ABB. 5.

Sarsia reesi: Reaktionen eines Einzelpolypen auf wiederholte Berührung des gleichen filiformen Tentakels. Intervalle zwischen den einzelnen Reizen = 10 Sekunden.

Tentakels (Reizintervall 10 sek.) antwortet *Coryne pintneri* zunächst mit einer Serie maximaler Beugungsreaktionen. Wie aus Abb. 4 ersichtlich ist, stellt sich dann eine Habituation ein, die sich darin äussert, dass der Polyp den Reiz nicht mehr beantwortet. Die Dauer dieser Habituation erstreckt sich über maximal 120—150 Sekunden. Wird nämlich der gleiche Tentakel eines zuvor habituierten Polypen nach einer Reizpause von 120—150 Sekunden erneut gereizt, setzen die Reaktionen wieder voll ein; aber es bedarf dann einer geringeren Zahl von wiederholten Reizen, um erneute Habituation zu erreichen. Die auf einem filiformen Tentakel durch mehrmalige Reizung erzielte Habituation hat aber für benachbarte Tentakel keine Gültigkeit. Hat man durch wiederholte Reizung des einen filiformen Tentakels den Zustand der Habituation erreicht und berührt nun einen benachbarten Tentakel, so löst dieser Reiz sofort eine Beugungsreaktion aus, wobei die Beugungsrichtung sich entsprechend der Lage des gereizten Tentakels ändert.

Vorversuche bei *C. pintneri* haben ausserdem gezeigt, dass die einmal erzielte Habituation nur für den berührten Abschnitt des gereizten Tentakels Gültigkeit

besitzt. Wird der gleiche Tentakel an einer anderen Stelle berührt, setzt die Beugungsreaktion wieder voll ein.

Bei *Sarsia reesi* kann durch wiederholte Reizsetzung, wie Abb. 5 zeigt, keine eindeutige Habituation erreicht werden. Zunächst beantworten die Polypen dieser Art die in Abständen von 10 Sekunden wiederholten Berührungsreize fehlerlos; dann aber wird die Reaktionsserie von Reaktionspausen unterschiedlicher Länge unterbrochen.

4. Diskussion

Wie in einer anderen Arbeit gezeigt wird (Tardent und Stössel, 1971), besitzen *Coryne pintneri* und *Sarsia reesi* über die Oberfläche des Ektoderms hinausragende Stereocilien, die besonders an den filiformen Tentakeln gehäuft sind und die zusammen mit ihrem Zellkörper als Mechanorezeptoren in Frage kommen.

Beide Arten verfügen über mindestens zwei Rezeptor-Effektorsysteme. Das eine hat seinen Sitz im distalen Teil des Polypen und hat den lokalisierten „Klammerreflex", die Fangbewegung, der geknöpften Tentakel zum Thema. Diese Reaktion beruht, da sie lokal und in ihrer Ausdehnung variabel ist, im Sinne der Terminologie von Bullock und Horridge (1965) vermutlich auf einem relativ langsamen „local conducting system". Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer Facilitation liegen im Falle dieses Systems keine vor.

Der blitzartigen Beugungsreaktion andererseits muss ein „through conducting system" mit Facilitation und Habituation zugrunde liegen. Das Zentrum dieses Systems steht eindeutig im Bereich der filiformen Tentakel und der angrenzenden Rumpfmuskulatur. Es dehnt sich aber auch distalwärts aus und erreicht bei *Coryne pintneri* die Region der basalen geknöpften Tentakel, denn eine mechanische Reizung derselben führt nicht selten auch zu einer charakteristischen Beugungsreaktion.

Rushforth, Burnett und Maynard (1963) haben gezeigt, dass die Beantwortung von Berührungsreizen bei *Hydra pirardi* einer Habituation unterworfen ist. Dies trifft auch für die auf die Berührung der filiformen Tentakel von *Coryne pintneri* erfolgende Beugungsreaktion zu. Die Habituation gilt aber nur für den jeweiligen Reizort und nicht für das ganze Rezeptor- resp. Effektorsystem. Wir vermuten deshalb, dass sich die Habituation auf der Ebene der einzelnen Rezeptoren oder Rezeptorgruppen ein- und desselben Tentakels abspielt.

5. Zusammenfassung

1. *Coryne pintneri* und *Sarsia reesi* (Athecata, Capitata) beantworten Berührungs- und Vibrationsreize mit 2 verschiedenen Reaktionen.

2. Die Berührung der geknöpften Tentakel löst eine lokale zur Reizquelle hin gerichtete Klammerbewegung der dem Reizort benachbarten geknöpften Tentakel aus.

3. Bei mechanischer Reizung der filiformen Tentakel und der diesen benachbarten Rumpfregion krümmt sich der distale Teil des Polypen blitzartig in Richtung der Reizquelle. Diese Reaktion ist einer Habituation unterworfen, die jedoch nur für den betreffenden Reizort Gültigkeit besitzt.

Résumé

1. *Coryne pintneri* et *Sarsia reesi (Athecata, Capitata)* présentent deux réactions distinctes consécutives à des attouchements et à des stimuli vibratoires.

2. Le contact des tentacules capités déclenche une réaction locale des tentacules capités voisins, qui s'incurvent en direction de la source de stimulation.

3. Lorsque les tentacules filiformes ou la portion avoisinante du corps se trouvent stimulés, la portion distale entière du polype s'incurve très rapidement vers la source de la stimulation. Cette réaction est sujette à une accoutumance, qui n'est toutefois valable que pour le tentacule stimulé.

6. Summary

1. *Coryne pintneri* and *Sarsia reesi* (Athecata, Capitata) exhibit two distinct reactions following local mechanical stimuli or vibrations.

2. Touching of the capitate tentacles evokes a local reaction of neighbouring capitate tentacles which bend towards the source of the stimulus.

3. When the filiform tentacles or the neighbouring portion of the body are stimulated, the entire distal portion of the polyp bends in a rapid curving movement towards the source of the stimulus. This reaction is subjected to habituation which, however, holds only for the particular tentacle, i.e. tentacle region, which has been repeatedly stimulated.

LITERATUR

BRINCKMANN-VOSS, A. 1970. *Anthomedusae/Athecatae (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part I.* Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 39. Mon.

BULLOCK, T. H. und G. A. HORRIDGE, 1965. *Structure and function in the nervous Systems of Invertebrates.* Freeman and Co., San Francisco and London.

RUSHFORTH, N. B., A. L. BURNETT und R. MAYNARD. 1963. *Behaviour in Hydra: Contraction responses of Hydra pirardi to mechanical and light stimuli.* Science 139: 760—761.

TARDENT, P. und F. STÖSSEL. 1971. *Die Mechanorezeptoren von Coryne pintneri, Sarsia reesi und Cladonema radiatum (Athecata, Capitata).* Rev. Suisse Zool. 78, 680—688.

N° 35. **M. Borner** und **P. Tardent** [1]. — Der Einfluss von Licht auf die Spontanaktivität von *Hydra attenuata* Pall.

(Mit 3 Textabbildungen)

Zool. Institut, Universität Zürich.

1. EINLEITUNG

Schon HAUG (1933) hatte darauf aufmerksam gemacht, dass die Süsswasserhydra bei konstanten Aussenbedingungen ein als Spontanaktivität zu bezeichnendes Verhalten zeigt. Dieses manifestiert sich in einer mehr oder weniger regelmässigen Folge von Kontraktionen der Rumpfsäule und der Tentakel. Zwischen zwei Kontraktionen, die durch Streckungsphasen rückgängig gemacht werden, liegen Intervalle in der Grössenordnung von 10 Minuten. Nach der Klassifikation von SOLLBERGER (1965) handelt es sich hier um Spontanrhythmen mit rascher Frequenz (microrhythmus, Periode < 1 h).

Im Zusammenhang mit diesem rhythmischen Verhalten konnten PASSANO und MCCULLOUGH (1962, 1963) am Rumpf von *Hydra* zwei verschiedene Muster

[1] Diese Arbeit wurde mit der Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ (Gesuch 3.205.69) durchgeführt.

von elektrischen Potentialen ableiten, die zwei räumlich getrennten Schrittmacherzentren zugeordnet werden. Das eine Zentrum hat seinen Sitz im Fuss, das andere im Bereich des Hypostoms. Durch Lichteinwirkung wird die Tätigkeit des hypostomialen Schrittmachers gehemmt, die des anderen verstärkt.

Anhaltspunkte für die Existenz von Photorezeptoren bei *Hydra* gibt es vorläufig keine. Die vorliegende Arbeit vergleicht zunächst die Kontraktionsabläufe, wie sie auf Grund der spontanen Aktivität und in Folge von photischen, elektrischen und mechanischen Reizen erfolgen. Im zweiten Teil wird untersucht, in welchem Ausmass die spontane Kontraktionsrhythmik durch langfristige Veränderungen der Belichtungsbedingungen beeinflusst werden kann.

2. Material und Methode

Alle Versuche wurden mit *Hydra attenuata* Pall. (Tardent, 1966) durchgeführt. Die aus Laborzuchten stammenden Polypen wurden 24 Stunden vor Versuchsbeginn zum letzten Mal gefüttert.

Die Belichtungsversuche wurden mit der von Tardent und Frei (1969) beschriebenen Versuchsanordnung durchgeführt. Die Versuchstiere sassen in einem Plexiglasaquarium auf einer Platinelektrode, die 3 cm von der indifferenten Elektrode entfernt stand. Es wurde Gleichstrom (3 V/0,5 mA) und sinusförmiger Wechselstrom (20 Hz/3 V/0,5 mA) verwendet. Das Verhalten der Tiere wurde mit einer Bolex H 16 Filmkamera registriert. Um möglichst alle störenden Einflüsse ausschalten zu können, wurde die Leitung der Versuche einem automatischen Steuergerät übertragen.

3. Resultate

a) *Der Kontraktionsverlauf*

Aus der Analyse der Kontraktionsverläufe (3.5 Bilder/sec.) ergaben sich zwei deutlich voneinander unterscheidbare Kontraktionstypen (Abb. 1):

— Als Reaktion auf elektrische (Gleichstrom, Wechselstrom) sowie starke mechanische Reize (Berührung des Polypen) erfolgt die Kontraktion der Rumpfsäule sehr rasch und kontinuierlich (Abb. 1 *c*, *d*, *e*). Die Zeit zwischen Reizsetzung und Erreichen des maximalen Kontraktionszustandes beträgt 3 Sekunden. Die Latenzzeit liegt im Bereich von Sekundenbruchteilen. Eine Ausnahme bildet die Reizung mit Gleichstrom (Abb. 1 *d*), wo sie sich über einige Sekunden erstreckt.

— Die in Folge von Lichtreizen (TARDENT und FREI, 1969) und im Rahmen der Spontanaktivitäten auftretenden Kontraktionen (Abb. 1 *a*, *b*) verlaufen diskontinuierlich, d.h. stufenweise und erstrecken sich über 20 bis 25 Sekunden. Bei Lichtreiz beträgt die Latenzzeit ca. 6 Minuten (siehe S. 700).

Dieses unterschiedliche Verhalten deutet auf die Existenz zweier verschiedener Rezeptor-Effektor-Systeme. Andererseits legt die Übereinstimmung zwischen den

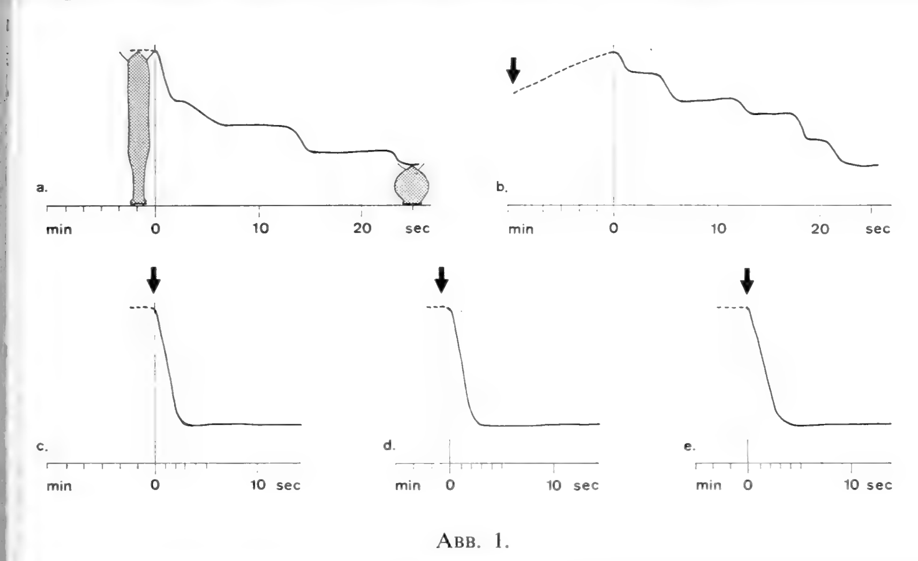


ABB. 1.

Analyse der Kontraktionsverläufe von *H. attenuata*. *a)* Spontankontraktion; *b)* Kontraktion auf Lichtreiz; *c)* auf Wechselstrom; *d)* auf Gleichstrom; *e)* auf Berührung. Die Pfeile bezeichnen den Zeitpunkt der Reizsetzung.

Verläufen der Spontankontraktionen und der Beantwortung von Lichtreizen die Vermutung nahe, dass letztere lediglich das Muster der Spontankontraktionen verändern, indem sie diesem einen neuen Rhythmus aufzwingen. Diese Vermutung ist Gegenstand der folgenden Versuchsreihe.

b) *Spontanaktivität und Licht*

Bei Hydren, die während mindestens 24 Stunden konstanten Belichtungsbedingungen (3000 Lux) ausgesetzt sind, manifestiert sich eine mehr oder weniger regelmässige Kontraktionsrhythmik (Abb. 2 A), deren Phasenlänge individuellen Schwankungen unterworfen ist, und die sich beim gleichen Individuum in Zeiträumen von Tagen verändern kann.

Werden Polypen, die während 24 Stunden unter Lichtabschluss gehalten wurden, plötzlich und andauernd mit 3000 Lux belichtet, so verändert sich die Aktivität wie folgt (Abb.2 B_1, B_2): Während der ersten 6 auf den Belichtungswechsel folgenden Minuten strecken sie sich stark aus, wobei meistens die Tentakel

in der Körperlängsachse zusammengeschlagen werden (vergl. PASSANO und McCULLOUGH, 1964). In diesem Zeitraum konnte nie eine spontan erfolgende Kontraktion beobachtet werden. Wohl aber kann das Tier in diesem Zustand durch andere (mechanische oder elektrische) Reize zur Kontraktion veranlasst

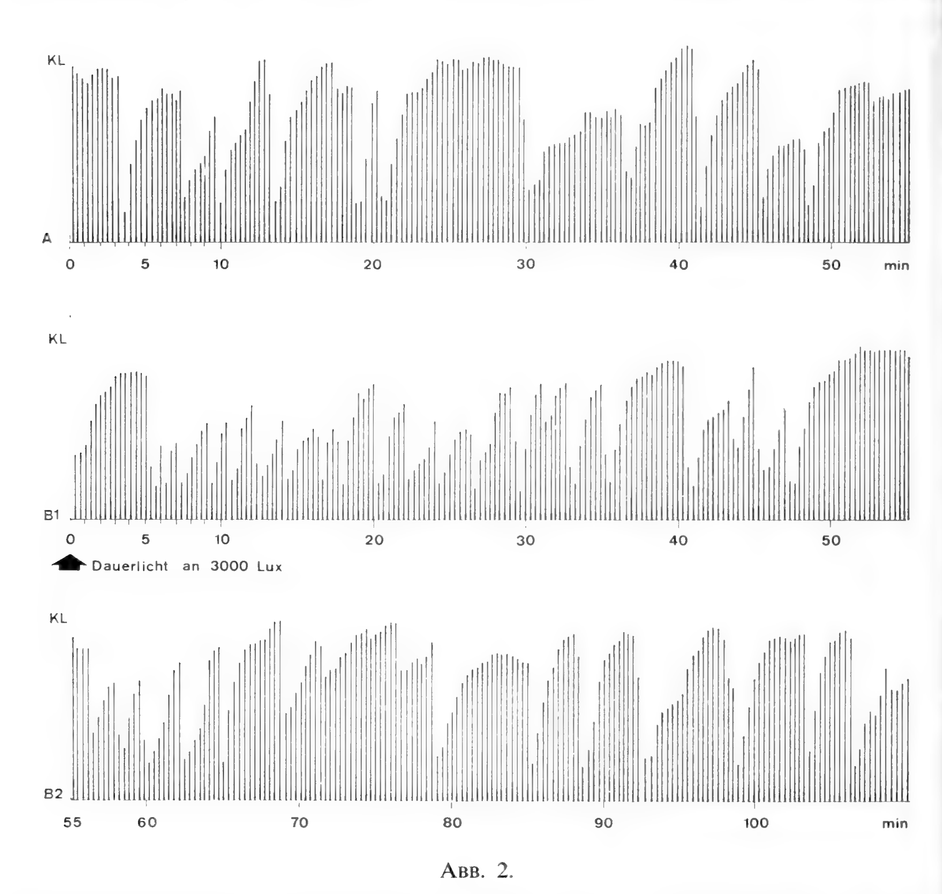


ABB. 2.

A) Protokoll der Spontankontraktionen einer *Hydra*, die einer Dauerbelichtung von 3000 Lux ausgesetzt war. B) Verhalten eines dunkel-adaptierten Polypen nach Einsetzen (Pfeil) der Dauerbelichtung (3000 Lux) (KL = Körperlänge).

werden. Das Ausbleiben von Spontankontraktionen weist darauf hin, dass die für die Spontanaktivität verantwortlichen Zentren nach plötzlicher Veränderung der Belichtungsintensität während mindestens 6 Minuten gehemmt werden (PASSANO und McCULLOUGH, 1964).

Diese relativ lange Streckungsphase wird nun bei immer gleichbleibender Belichtungsintensität von einer Serie aufeinanderfolgender Kontraktionen, die sich in Abständen von 2—3 Minuten folgen, abgelöst. Diese Kontraktionsfrequenz von 20 bis 30 pro Stunde (Hyperaktivität) ist etwa 3 mal höher als die

der Spontanaktivität. Ca. 30 Minuten nach dem Einsetzen des anhaltenden Lichtreizes (3000 Lux) kommt es zu einer allmählichen Verlangsamung der Frequenz, die sich nach und nach einer Spontanfrequenz von 8—10 Kontraktionen pro Stunde angleicht. Diese Frequenz scheint charakteristisch für Tiere zu sein, die einem Dauerlicht von 3000 Lux ausgesetzt sind.

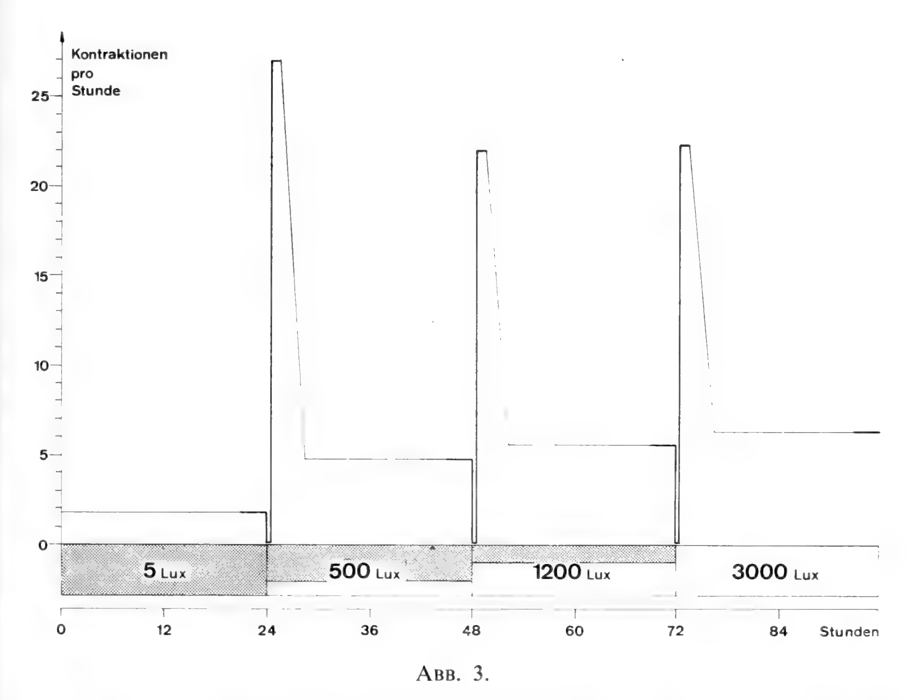


ABB. 3.

Veränderungen der durchschnittlichen Kontraktionsfrequenzen (Zahl der Kontraktionen pro Stunden) von 20 Polypen infolge stufenweiser Erhöhung der Lichtintensität. Dauer jeder Intensitätsstufe 24 h. Beobachtung 1 h. vor und 1 h. nach Intensitätswechsel. Der dazwischen liegende Kurvenverlauf wurde aus vorhergehenden Versuchen rekonstruiert.

Es stellt sich nun die Frage, ob diese Spontanfrequenz oder Basisfrequenz für das Individuum eine von den Belichtungsbedingungen unabhängige Konstante darstellt, oder ob sie durch langfristige Veränderungen der Lichtintensität beeinflussbar ist. Zur Prüfung dieser Frage wurden die Polypen stufenweise, d.h. in Abständen von 24 Stunden steigenden Lichtintensitäten ausgesetzt (Abb. 3). Während je 24 Stunden wirkte rotes Licht von 5 Lux, weisses Licht von 500, 1200 resp. 3000 Lux ein. Wie aus Abb. 3 hervorgeht, hat jede Intensitätserhöhung von einer Lichtstufe zur nächsthöheren einen kurzfristigen, starken Anstieg der Kontraktionsfrequenz zur Folge (siehe auch Abb. 2). Dies bedeutet, dass sich diese relativ kurze Phase der Hyperaktivität nicht nur beim Übergang von Dunkel zu Hell, sondern in gleicher Weise bei jeder plötzlichen Steigerung der Licht-

intensität einstellt. Nach einer jeden dieser hyperaktiven Phasen sinkt die Kontraktionsfrequenz wieder auf eine Basisfrequenz zurück, deren Werte aber mit der Erhöhung der Lichtstufen ebenfalls ansteigen. Die Frequenz der Spontankontraktionen wird also durch steigende Lichtintensitäten signifikant erhöht.

4. Diskussion

Die von Passano und McCullough (1964, 1965) an Hand elektrophysiologischer Untersuchungen demonstrierten endogenen Spontanaktivitäten von *Hydra* äussern sich bei konstanten Aussenbedingungen in mehr oder weniger regelmässigen Sequenzen von Kontraktionen. Die hier beschriebenen Versuche weisen darauf hin, dass die lichtbedingten Reaktionen der Polypen nichts anderes als Modifikationen der Spontanaktivitäten darstellen. Dafür sprechen die folgenden Befunde:

1. Der im Rahmen der Spontanaktivitäten festgestellte Kontraktionsverlauf stimmt mit dem der Kontraktionen überein, welche durch einen Wechsel der Lichtintensität verursacht werden (Abb. 1).
2. Die auf eine Veränderung der Lichtintensität folgende Hyperaktivität (erhöhte Kontraktionsfrequenz) geht fliessend in die Spontanfrequenz über (Abb. 2,3).
3. Die Basisfrequenz der Spontankontraktionen ist abhängig von der Intensität des langfristig auf die Polypen einwirkenden Lichtes (Abb. 3).

Diese Befunde scheinen einen Widerspruch zu den von Rushforth, Burnett und Maynard (1963) und Tardent und Frei (1969) veröffentlichten Beobachtungen zu beinhalten. Diese sagen aus, dass es bei *Hydra* keine Habituation auf Lichtreize gibt. Die erwähnten Autoren haben jedoch mit rasch alternierenden Hell-Dunkel-Phasen gearbeitet. Mit diesem Verfahren können die den Lichtwechsel mit einer Beschleunigung der Kontraktionsrhythmik beantwortenden Polypen beliebig lange im Zustand der Hyperaktivität stabilisiert werden. Dieser wird ja von jedem plötzlichen Wechsel von einer Lichtintensität zur andern hervorgerufen (Abb. 3). Es gibt demnach keine Habituation bezüglich der Reaktionen auf Intensitätswechsel, aber es kommt zu einer Habituation gegenüber einer über längere Zeit unverändert einwirkenden Lichtintensität. Die Habituation ist hier gleichbedeutend mit der Rückkehr von der durch den Intensitätswechsel bedingten Hyperaktivität zur Grundfrequenz der spontanen Kontraktionen (Abb. 3).

Diese Befunde, die noch einer elektrophysiologischen Analyse bedürfen, lassen sich durchaus in das von Passano und McCullough (1963) postulierte

Modell einbauen, das sich auf 2 durch Licht beeinflussbare Schrittmachersysteme stützt.

5. Zusammenfassung

1. Die bei *Hydra attenuata* Pall. im Rahmen der endogenen Aktivitätsrhythmik und auf Lichtreize hin erfolgenden Kontraktionen zeigen einen langsamen, stufenweisen Verlauf. Kontraktionen als Folge von elektrischen und mechanischen Reizen dagegen erfolgen rasch und kontinuierlich.
2. Jeder plötzliche Wechsel von einer Lichtintensität zur andern modifiziert die endogen bedingte Kontraktionsrhythmik: Eine kurze Streckungsphase (6 Min.) wird von einer Periode der Hyperaktivität (ca. 30 Min.) abgelöst, nach der die Kontraktionsfrequenz bei gleichbleibender Lichtintensität auf einen Grundwert zurücksinkt.
3. Der Einfluss des Lichtes auf die Spontanaktivität von *Hydra* wird diskutiert.

7. Résumé

1. Les contractions de *Hydra attenuata* Pall. se produisant comme une part des activités spontanées, ou comme une réaction à des stimuli lumineux, sont lentes et discontinues. D'autre part, les contractions déclanchées par des stimuli électriques ou mécaniques sont rapides et continues.
2. Tout changement soudain d'une intensité lumineuse à une autre modifie la séquence des contractions spontanées d'une manière typique: Une période brève (6 min.) au cours de laquelle le polype s'étend est suivie d'une séquence accélérée de contractions durant environ 30 minutes. Si l'intensité lumineuse reste inchangée, cette hyperactivité revient graduellement à la fréquence basique des contractions spontanées.
3. L'influence de la lumière sur l'activité spontanée de l'hydre est discutée.

6. Summary

1. Contractions of *Hydra attenuata* Pall. occuring as part of the spontaneous activities or as a reaction to light-stimuli are slow and discontinuous. Contractions released by electrical or mechanical stimuli on the other hand are fast and continuous.

2. Every sudden change from one light intensity to another modifies the sequence of spontaneous contractions in a typical manner: A short period (6 min.) during which the polyp expands is followed by an accelerated sequence of contractions, lasting about 30 min. If the light intensity remains unchanged this hyperactivity gradually returns to a basic frequence of spontaneous contractions.

3. The influence of light upon the spontaneous activity of hydra is discussed.

LITERATUR

HAUG, G. 1933. *Die Lichtreaktionen der Hydren.* Z. vergl. Physiol. 19: 246-303.

PASSANO, L. M. 1962. *Neurophysiological study of the coordinating systems and pacemakers of hydras.* Amer. Zool. 2: 200.

— und C. B. MCCULLOUGH. 1962. *The light response and the rhythmic potentials of Hydra.* Proc. nat. Acad. Sci. Wash. 48: 1376—1382.

— 1963. *Pacemakers hierarchies controlling the behaviour of hydras.* Nature 199: 1174—1175.

— 1964. *Co-ordinating systems and behaviour in Hydra I.* J. exp. Biol. 41: 643—664.

— 1965. *Co-ordinating systems and behaviour in Hydra II.* J. exp. Biol. 42: 205—231.

RUSHFORTH, N. B., A. L. BURNETT und R. MAYNARD. 1963. *Behaviour in Hydra: Responses of Hydra pirardi to mechanical and light stimuli.* Science 139: 760—761.

SOLLBERGER, A. 1965. *Biological rhythm research.* Elsevier Publ. Co., Amsterdam.

TARDENT, P. 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. Suisse Zool. 73: 357—381.

— und E. FREI. 1969. *Reaction patterns of dark-and-light adapted Hydra to light stimuli.* Experientia 25: 265—267.

No 36. **Adrian Zumstein** und **Pierre Tardent.** — Beitrag zum Problem der Regulation der Nematocytenproduktion bei *Hydra attenuata* Pall[1]. (Mit 5 Textabbildungen)

Zool. Inst. Univ., Zürich.

Einleitung

Hydra attenuata Pall. verfügt über 4 verschiedene Typen von Nematocyten: Stenothelen, streptoline und stereoline Isorhizen und Desmonemen (Weill, 1934; Werner, 1965). Die meisten funktionstüchtigen Nematocyten bilden in den Tentakeln die bekannten Batterien und werden beim Nahrungserwerb verbraucht. Die Neubildung von Nematocyten erfolgt jedoch nicht am Verbrauchsort selbst, sondern im Ektoderm des ganzen Rumpfes. Dort gehen die Nesselzellen durch einen Differenzierungsprozess aus den interstitiellen Zellen hervor (Slautterback und Fawcett, 1959 *et al.*). Eine einmal determinierte I-Zelle durchläuft zunächst 2 bis mehrere synchrone Teilungen (Lehn, 1951), die zu einer mehr oder weniger kompakten Gruppe von Nematoblasten führen. Diese Zellnester setzen sich meistens aus 4, 8 oder 16 Zellen zusammen (Lehn, 1951; Rich und Tardent, 1969). Die Grösse einer Nematoblastengruppe, d.h. die Zahl der dem Differenzierungsprozess vorangegangenen, mitotischen Teilungen hat jedoch keine determinierende Bedeutung (Rich und Tardent, 1969). Nach Abschluss der auf die Teilungsphase folgenden strukturellen Differenzierung der Nematocysten wandern die Zellen, sich aus dem Verband lösend, in Richtung der Tentakel (Tardent und Morgenthaler, 1966; Günzl, 1971 *et al.*).

Die räumliche Trennung von Produktions- und Verbrauchsort legt das Problem der quantitativen und qualitativen Regulation des Nematocyten-Nachschubs nahe. Passt sich die Produktion, d.h. das Determinations- und Differenzierungsgeschehen, dem jeweiligen Ausmass des Verbrauches an ? Wenn ja, wird die Produktion auch qualitativ reguliert, d.h. wird bei besonders starkem Verbrauch des einen Nematocyten-Typs die Produktion dieses bestimmten Typs kompensatorisch erhöht ?

Dank der von Lentz und Barrnett (1962) und Lentz (1966) beschriebenen Methode lassen sich die in den Tentakelbatterien vorhandenen Stenothelen selektiv verbrauchen, d.h. selektiv zur Explosion bringen. In dieser Arbeit wurden bezüglich der 4 Nematocyten-Typen die qualitativen und quantitativen Auswirkungen eines solchen einseitigen Verbrauchs auf das Differenzierungsgeschehen

[1] Diese Arbeit wurde mit Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ (Gesuch 3.205.69) ausgeführt.

im Rumpfektoderm untersucht. Dabei kam das von RICH und TARDENT (1969) entwickelte Zählverfahren zur Anwendung.

MATERIAL UND METHODE

Als Versuchstiere dienten standardisierte Polypen (TARDENT, 1966) von *H. attenuata* Pall. aus dem Klon 108. Die für den Versuch bestimmten Polypen wurden in Abständen von 2 Tagen mit Seeplankton gefüttert. Vor Versuchsbeginn wurde eine Hungerperiode von 6 Tagen eingeschaltet.

Für die selektive Auslösung der Stenothelen wurde die von LENTZ und BARRNETT (1962) und LENTZ (1966) entwickelte chemisch-mechanische Methode in etwas modifizierter Form angewendet: Die Tentakel der während je 8 Minuten in einen Tropfen Fructose-6-Phosphatlösung (1:50.000) übergeführten Polypen wurden mit einem Glasstab gereizt. Jeder Polyp wurde dieser chemisch-mechanischen Behandlung an 3 aufeinanderfolgenden Tagen je 3 mal ausgesetzt. Nach der letzten Behandlung am 2. Versuchstag wurde den Polypen das letzte Futter verabreicht, wobei ihnen — um einen Verbrauch von Isorhizen und Desmonemen zu verhindern — 2 bis 3 Cyclops mittels einer Pinzette direkt in den Mund geschoben wurden. Nach jeder Behandlung stellten wir im Tropfen die Zahl und die Typen der abgefeuerten Nematocysten mikroskopisch (440 ×) fest.

Am 3. (Zeitpunkt der letzten Reizung), 5., 7. und 11. Tag nach Versuchsbeginn wurden je 5 Polypen folgenden Erhebungen unterzogen:

a) Bestimmung der Art und Zahl der in den Tentakeln vorhandenen, resp. verbliebenen Nematocyten. Je ein Tentakel pro Versuchstier wurde amputiert und in 3 gleich lange Stücke zerlegt. Von jedem dieser unter einem Deckglas gequetschten Fragmente wurden photographische Serienbilder hergestellt, auf denen die Nematocyten identifiziert und ausgezählt wurden (ZUMSTEIN, unveröffentlicht).

b) Im gesamten Ektoderm des Rumpfes wurden die Zahl der Nematoblastengruppen, die Grösse derselben, sowie die Menge der vorhandenen, differenzierten Nematocyten ermittelt. Dabei kamen die von RICH und TARDENT (1969) beschriebenen Präparationsmethoden und Bewertungskriterien zur Anwendung.

Am 9. Versuchstag wurden nur die unter *b)* erwähnten Zählungen durchgeführt.

Als Kontrollen dienten Polypen, die der beschriebenen chemisch-mechanischen Behandlung nicht unterzogen worden waren, die aber unter gleichen Bedingungen wie die Versuchstiere gehalten wurden. Zu den angegebenen

Zeitpunkten wurden auch hier je 5 Polypen auf ihren Gehalt an Nematoblasten und Nematocyten untersucht.

Für die statistische Bewertung der Resultate wurde der Student-t-Test angewendet (da kleines Zahlenmaterial vorlag, wurde die Vertrauensgrenze im Rahmen dieser vorläufigen Mitteilung beim t-Test auf 10% festgelegt).

Resultate

Wie Abb. 1 zeigt, gelang es, durch die chemisch-mechanische Behandlung am 1. Tag den grössten Teil der Stenothelen in den Tentakeln der Versuchstiere

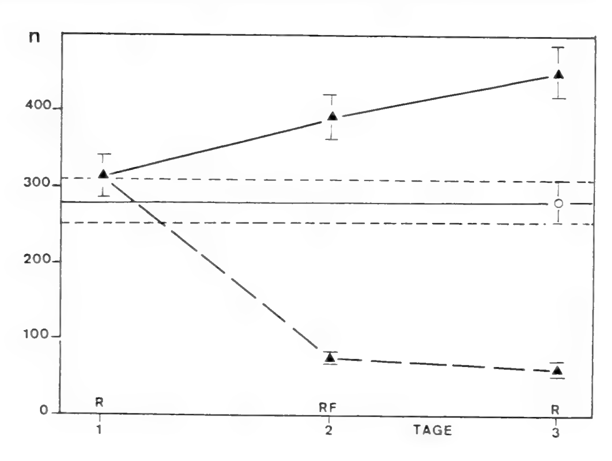


Abb. 1

Zahl (n) der je Tentakel nach dreimaliger chemisch-mechanischer Reizung (R) abgefeuerten Stenothelen.
▲ — —: Stenothelenverbrauch je Versuchstag;
▲ —— : Summe der an den einzelnen Versuchstagen abgefeuerten Stenothelen;
○ —— : Durchschnittliche Zahl der Stenothelen je Tentakel;
RF = Reizung mit anschliessender Fütterung.

zur Explosion zu bringen. Am 2. Tag betrug der Stenothelenverbrauch $1/4$, am 3. Tag $^1/_5$ des Kontrollbestandes. Die Summe der abgefeuerten Stenothelen ist demnach grösser als der in den Tentakeln vorhandene durchschnittliche Normalbestand der Kontrollen.

Offenbar setzt der kompensatorische Nachschub von Stenothelen schon nach dem 1. massiven Verbrauch ein, sodass anlässlich der 2. und 3. Behandlung neu zugewanderte Stenothelen abgefeuert werden. Die Tatsache, dass diese Behandlung nur vereinzelte Isorhizen und Desmonemen auslöst, unterstreicht die selektive Wirkung dieser Methode.

Der Verbrauch manifestiert sich erwartungsgemäss in der geringen Zahl (10%) der unmittelbar nach Behandlung in den Tentakeln zurückgebliebenen

Stenothelen. Wie Abb. 2 *a* zeigt, steigt deren Zahl in der Folge wieder auf den Normalbestand an, der am 11. Versuchstag d.h. 8 Tage nach der letzten Behandlung erreicht wird.

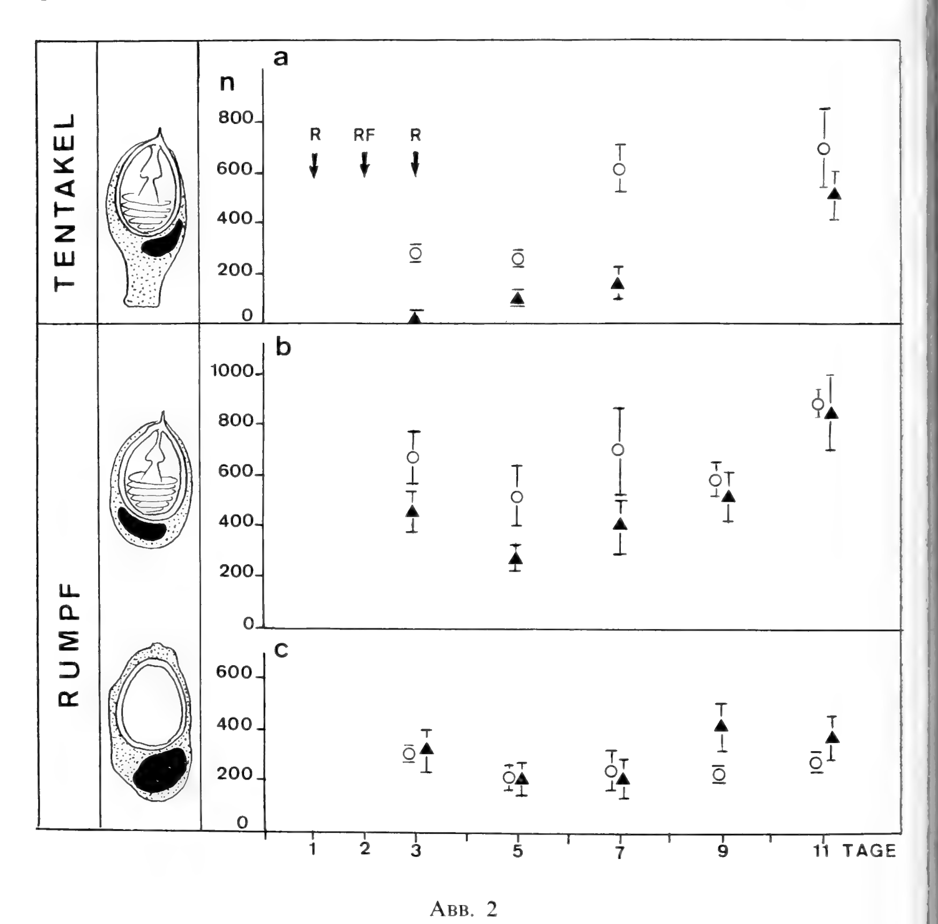


Abb. 2

Dynamik der Stenothelen in den Tentakeln und im Rumpf von Hydra infolge eines einseitigen Verbrauchs der Stenothelen in den Tentakeln.

a) Zahl (n) der differenzierten Stenothelen je Tentakel;
b) Zahl (n) der differenzierten Stenothelen im Rumpfektoderm;
c) Zahl (n) der Nematoblasten im Rumpfektoderm.
▲ : Chemisch-mechanisch behandelte Polypen;
○ : Kontrollen;
R = chemisch-mechanische Reizung;
F = Fütterung.

Der Verbrauch wirkt sich auch auf die im Rumpfektoderm vorhandenen, ausdifferenzierten Stenothelen aus, deren Anzahl verglichen mit derjenigen der Kontrollen (Abb. 2 *b*) vom 3. bis 7. Versuchstag geringer ist. Dieses Defizit kommt dadurch zustande, dass sich ein Teil der im Rumpf vorhandenen Stenothelen in

die Tentakel verlagert hat, um dort im Sinne einer kurzfristigen Massnahme den Verlust wenigstens teilweise zu kompensieren.

Als zweite, langfristige Massnahme ist die Vermehrung der im Rumpfektoderm der Versuchstiere vorhandenen Stenothelen-Nematoblasten zu bewerten. Wie Abb. 2 *c* zeigt, ist am 9. Versuchstag die Zahl der zu Stenothelen führenden

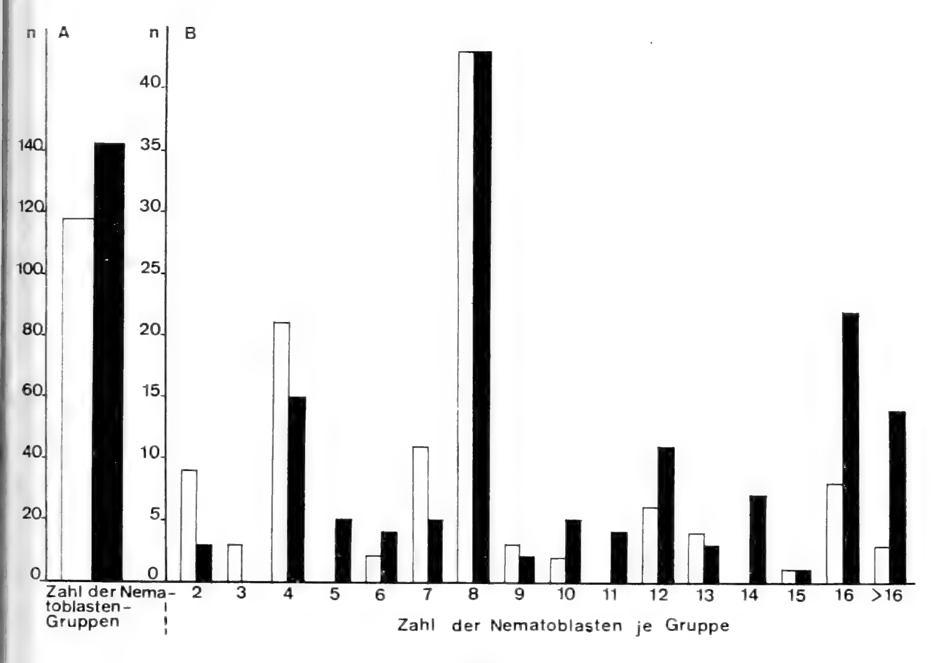


Abb. 3

A: Anzahl (n) der zu Stenothelen führenden Nematoblastengruppen im Rumpfektoderm von Versuchstieren und Kontrollen, die am 9. Tag untersucht wurden (die einzelnen Werte stellen die Summen aus 5 Polypen dar).
B: Aufteilung dieser Nematoblastengruppen auf die einzelnen Gruppengrössen (n = Anzahl Gruppen).
□: Kontrollen; ■: Versuchstiere.

Nematoblasten signifikant ($p = 6{,}1\,\%$) höher als bei den Kontrollen. Diese Steigerung der Stenothelenproduktion wird nicht dadurch erreicht, dass eine vermehrte Zahl von I-Zellen im Sinne der Stenothelendifferenzierung determiniert wird, sondern indem die Zahl der Nematoblasten innerhalb der einzelnen Nester eine Erhöhung erfährt. Die Zahl der zu Stenothelen führenden Nematoblastengruppen ist nicht signifikant grösser als bei den Kontrollen (Abb. 3 A). Dagegen enthalten die einzelnen Nematoblastengruppen signifikant ($p < 1\,\%$) mehr Zellen als die der Kontrollen (Abb. 3 B). Die bereits determinierten I-Zellen müssen also, bevor die Differenzierung der Stenothelen einsetzt, mehr Teilungsschritte durchlaufen.

Abb. 4 vergleicht die bei behandelten und nichtbehandelten Polypen festgestellten Bestände an Isorhizen (die streptolinen und stereolinen Isorhizen wurden zusammengefasst). Bis zum 9. Versuchstag treten zwischen den beiden Versuchsgruppen keine feststellbaren Unterschiede auf. Am 9. Tag ist bei den

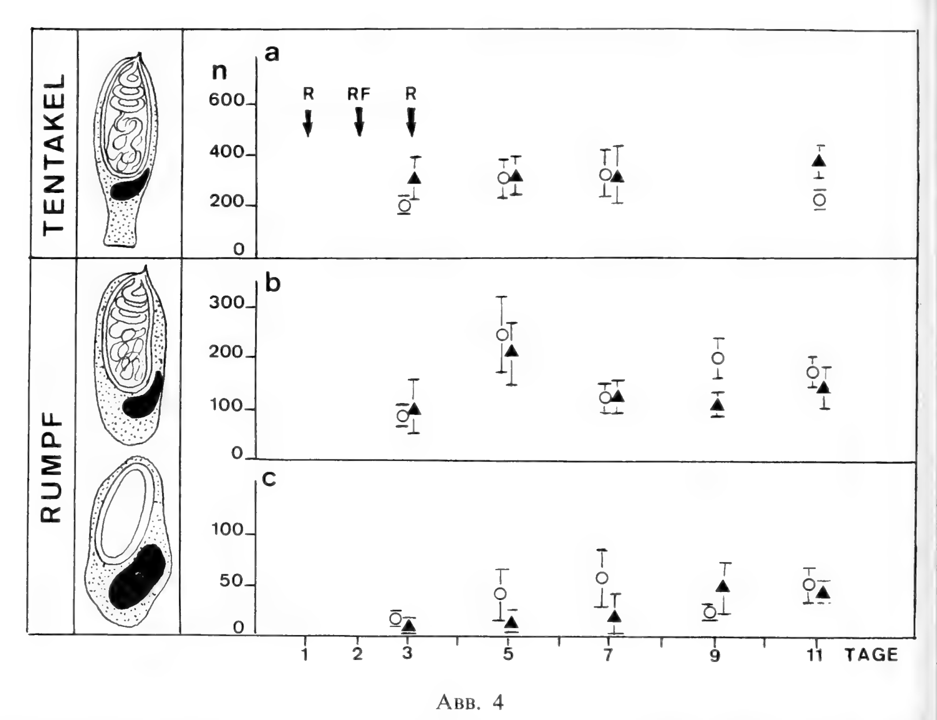


ABB. 4

Dynamik der Isorhizen in den Tentakeln und im Rumpf von Hydra infolge eines einseitigen Verbrauchs der Stenothelen in den Tentakeln.
a) Zahl (n) der differenzierten Isorhizen je Tentakel;
b) Zahl (n) der differenzierten Isorhizen im Rumpfektoderm;
c) Zahl (n) der Nematoblasten im Rumpfektoderm.
▲ : Chemisch-mechanisch behandelte Polypen;
○ : Kontrollen;
R = chemisch-mechanische Reizung;
F = Fütterung.

Versuchstieren die Zahl der im Rumpfektoderm vorhandenen differenzierten Isorhizen signifikant (p=5,1%) kleiner als bei den Kontrollen. Die fehlenden Isorhizen sind offenbar in die Tentakel eingewandert, wo ihre Zahl am 11. Versuchstag signifikant (p=5,4%) höher ist als bei den Kontrollen. Eine Steigerung der Isorhizenproduktion auf dem Niveau der Nematoblastendifferenzierung, wie sie für die Stenothelen demonstriert wurde, konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Ermittlung der Desmonemen-Populationen (Abb. 5) im Rumpfektoderm bot insofern Schwierigkeiten, als es nicht möglich war, die Nematoblasten dieses

Typs eindeutig von den differenzierten Desmonemen zu unterscheiden. In der Bestandesaufnahme im Rumpf mussten deshalb differenzierende und differenzierte Desmonemen zusammengefasst werden. Auch im Falle dieses Typs konnte am 11. Versuchstag eine signifikante (p=6,7%) Erhöhung des Bestandes in den

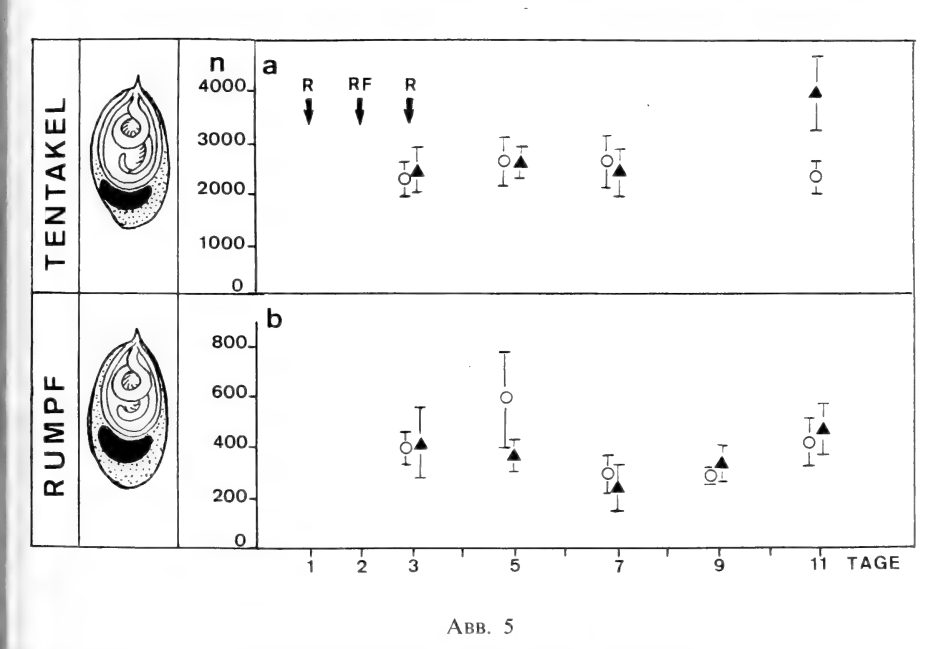


ABB. 5

Dynamik der Desmonemen in den Tentakeln und im Rumpf von Hydra infolge eines einseitigen Verbrauchs der Stenothelen in den Tentakeln.
a) Zahl (n) der differenzierten Desmonemen je Tentakel;
b) Zahl (n) der Desmonemen (Nematoblasten und Differenzierte) im Rumpfektoderm.
▲ : Chemisch-mechanisch behandelte Polypen;
○ : Kontrollen;
R = chemisch-mechanische Reizung;
F = Fütterung.

Tentakeln nachgewiesen werden. Leider war es aus den erwähnten Gründen unmöglich, festzustellen, ob diese Zuwanderung nur auf Kosten der im Rumpf vorhandenen, differenzierten Zellen erfolgt (vergl. Isorhizen) oder ob, wie bei den Stenothelen, die Produktion gesteigert wird.

DISKUSSION

Die Tatsache, dass die Tentakel der Hydren bei jedem Fütterungsakt eine Anzahl Nematocyten verlieren und dass dieser Verlust durch Einwanderung neuer Nesselzellen wettgemacht wird, ist unbestritten (LENHOFF und BOVAIRD,

1961 *et al.*). Die vorliegende Arbeit hat an Hand verfeinerter Methoden diese Nachschubproblem nach quantitativen und qualitativen Gesichtspunkten unter sucht, wobei ein massiver Verbrauch eines einzelnen Nematocyten-Typs di Ausgangssituation darstellte.

Der durch die beschriebene Behandlung in den Tentakeln der Versuchstier eingetretene Verlust der Stenothelen (Abb. 1) wird innerhalb von 11 Tagen durcl Zuwanderung differenzierter Stenothelen aus dem Rumpf wettgemacht. In eine ersten Phase werden die im Rumpfektoderm schon vorhandenen, differenzierte Stenothelen mobilisiert, die innerhalb von Stunden (LENHOFF und BOVAIRD, 1961 TARDENT und MORGENTHALER, 1966) die Tentakel erreichen können. Gleichzeiti aber wird im Rumpfektoderm die Produktion der Stenothelen auf dem Nivea der Nematoblastendifferenzierung gesteigert (Abb. 2).

Diese wird nicht dadurch erreicht, dass eine vermehrte Zahl von I-Zelle im Sinne der Stenothelendifferenzierung determiniert wird, sondern indem di Zahl der aus einer einzelnen I-Zelle hervorgehenden Nematoblasten vergrösser wird (Abb. 3). Eine zusätzliche synchrone Teilung von Nematoblasten genügt um ihre Zahl zu verdoppeln. Diese Produktionssteigerung auf dem Niveau de Differenzierung wirkt sich erst nach 7—8 Tagen aus, da die der Differenzierun der Stenothelen vorangehenden synchronen Teilungen (RICH und TARDENT, 1969 sowie die Differenzierung selber Zeit in Anspruch nehmen. Versuche, die in einem anderen Zusammenhang durchgeführt wurden (TARDENT, RICH und SCHNEIDER 1971), zeigen, dass die Dauer des von der Determination der I-Zelle zur Differenzierung der Nematocyte führenden Prozesses mindestens 3—5 Tage umfasst

Die vorliegenden Versuche zeigen demnach, dass der Nachschub nicht nu auf Kosten der im Rumpfektoderm schon vorhandenen, differenzierten Stenothele erfolgt, sondern dass die Differenzierung derselben gefördert wird. Es ist zu Zeit nicht bekannt, welcher Natur die Information ist, die einerseits die im Rumpf schon vorhandenen Stenothelen mobilisiert und anderseits die Stenothelendifferenzierung im Sinne einer Produktionssteigerung beeinflusst.

Die Frage nach der Spezifität dieser Information kann mit den vorliegende Befunden nicht eindeutig abgeklärt werden. Sicher ist, dass ein einseitiger Verbrauch von Stenothelen am 11. Versuchstag auch eine vermehrte Einwanderun von Isorhizen (Abb. 4) und Desmonemen (Abb. 5) in die Tentakel nach sic zieht. Die Auszählung der Isorhizen in Rumpf und Tentakel lassen vermuten dass dieser Nachschub, der ja keinen Verlust zu kompensieren hat, auf Koste der im Rumpf vorhandenen, differenzierten Isorhizen erfolgt, und dass di Neuproduktion innerhalb der Versuchsperiode von 11 Tagen nicht feststellba stimuliert wird.

Auffallend ist die Tatsache, dass unmittelbar nach dem massiven Verbrauc von Stenothelen, im Gegensatz zu diesen, keine Isorhizen und Desmonemen in die Tentakel einwandern und dass die Zuwanderung dieser beiden Typen zeitlich

erst mit einer späteren Wanderungsphase der Stenothelen zusammenfällt. Eine Deutung dieses unterschiedlichen Verhaltens ist weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Zusammenfassung

1. Das Problem der Regulation der Nematocytenproduktion wird in quantitativer und qualitativer Hinsicht durch selektiven Verbrauch eines bestimmten Typs (Stenothelen) in den Tentakeln untersucht.

2. In einer ersten Nachschubphase wandern die bereits differenzierten Stenothelen aus dem Rumpf in die Tentakel.

3. In einer zweiten Phase wird im Rumpfektoderm die Produktion (Differenzierung) der Stenothelen gefördert.

4. Diese Produktionssteigerung erfolgt auf dem Weg einer Vermehrung der synchronen Zellteilungen (I-Zellen), die der Differenzierung der Nematocyten vorausgehen. Infolgedessen erhöht sich die Zahl der Nematoblasten je Gruppe.

5. Der einseitige Verbrauch von Stenothelen hat auch eine Intensivierung der Einwanderung von Isorhizen und Desmonemen in die Tentakel zur Folge.

Résumé

1. La régulation de la production de nématocytes consécutive à la décharge sélective des sténothèles a été étudiée quantitativement et qualitativement.

2. Une première brève réaction se traduit par l'émigration des sténothèles différenciées, déjà présents dans le corps, vers les tentacules.

3. En plus, la production (différenciation) de nouvelles sténothèles est augmentée, c'est-à-dire qu'un plus grand nombre de nématoblastes sténothèles apparaît dans l'ectoderme du corps.

4. Cet accroissement numérique des nématoblastes résulte de divisions mitotiques supplémentaires des nématoblastes précédant la différenciation des nématocystes.

5. Comme une conséquence de la décharge sélective des sténothèles, un grand nombre d'isorhizes et de desmonemes émigrent dans les tentacules, mais il semble que l'apport accru de ces deux types n'est pas dû à une stimulation manifeste de leur production au niveau de la différenciation.

Summary

1. The regulation of nematocyte-production following the selective discharge of stenotheles has been quantitatively and qualitatively investigated.
2. As a first short-term reaction to selective discharge differentiated stenotheles which were already present in the body-ectoderm move into the tentacles.
3. In addition, the production (differentiation) of new stenotheles is increased e.g. a larger number of stenothele-nematoblasts appear in the body-ectoderm.
4. This increase of the nematoblast number is brought about by supplementary mitotic divisions of the nematoblasts, preceeding nematocyst-differentiation.
5. As a consequence of the selective discharge of stenotheles a larger number of isorhizas and desmonemes moves into the tentacles, but it seems that this increased supply of these two types is not due to an obvious stimulation of their production at the level of differentiation.

Literatur

Günzl, H. 1971. *Dipurena reesi (Hydrozoa). Wanderung der Cnidoblasten in den Rhizostolonen.* Encyclopaedia Cinematographica, Göttingen.

Lehn, H. 1951. *Teilungsfolgen und Determination von I-Zellen für die Cnidenbildung bei Hydra.* Z. Naturf. 6 *b*: 388—391.

Lenhoff, H. M. und J. Bovaird. 1961. *A quantitative chemical approach to problems of nematocyst distribution and replacement in Hydra.* Develop. Biol. 3: 227—240.

Lentz, T. L. und R. J. Barrnett. 1962. *The effect of enzyme substrates and pharmacological agents on nematocyst discharge.* J. exp. Zool. 149: 33—38.

— 1966. *The Cell Biology of Hydra.* North Holland Publ. Co. Amsterdam.

Rich, F. und P. Tardent. 1969. *Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 76: 779—787.

Slautterback, D. L. und D. W. Fawcett. 1959. *The development of the cnidoblasts in Hydra. An electron microscope study of cell differentiation.* J. biophys. biochem. Cytol. 5: 441—452.

Tardent, P. 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357—381.

— und U. Morgenthaler. 1966. *Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 468—480.

— F. Rich, und V. Schneider. 1971. *The Polarity of Stenothele differentiation in Hydra attenuata Pall.* Develop. Biol. 24: 596-608.

Weill, R. 1934. *Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocytes.* Trav. Stat. Zool. Wiméreux 10/11: 1—700.

Werner, B. 1965. *Die Nesselkapseln der Cnidaria mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida. 1. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution.* Helgoländer wiss. Meeresunters. 12: 1—39.

N° 37. **Beat Tschanz** und **Martina Scharf.** — Nestortwahl und Orientierung zum Nestort beim Dreistachligen Stichling.[1] (Mit 3 Textabbildungen und 4 Tabellen)

Abt. f. Verhaltensforschung, Zoologisches Institut der Univ. Bern, Sahlistr. 8.

Einleitung

Stichlinge wechseln im Frühjahr von den Winteraufenthaltsplätzen zu den Brutgebieten. Hier besetzt jedes Männchen einen kleinen Bezirk und baut in ihm ein Nest. Auf welche Weise Stichlinge der Binnengewässer zu den Fortpflan-

11	2	0	11
2	5	3	6
5	0	0	6

0	0	0	0
5	2	2	1
0	0	0	0

Abb. 1.
Oertliche Verteilung der Nester in unbepflanzten (links) und bepflanzten Becken (rechts).

zungsgebieten finden, welche Umgebungsfaktoren auf die Nestortwahl der Männchen wirken und wie die Fische nach Futtersuche oder Feindabwehr zum Nestort zurückfinden, ist unbekannt.

Einblicke dazu sollten sich an Fischen gewinnen lassen, welche in Aquarien gehalten werden, denn einzeln in verschieden eingerichtete Becken eingesetzte Stichlinge wählen, wie Abb. 1 zeigt, verschiedene Nestorte: in unbepflanzten Becken bauen die Tiere in den Ecken und im längsseitigen Mittelstreifen; wird der Mittelstreifen nahe den beiden Aquarienschmalseiten bepflanzt, konzentrieren sich die Nester auf diesen. Ferner zeigen Beobachtungen an Aquarienfischen, dass

[1] Vorläufige Mitteilung. Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds.

sie selbst nach Entfernung des Nestes immer wieder an den Nestort zurückkehren sich also im Aquarium zu orientieren vermögen. Damit lässt sich in Aquarien experimentell untersuchen, welche Umgebungsmerkmale den Stichling zur Wahl eines Nestortes veranlassen und an welchen er sich orientiert bei der Rückkehr zu ihm.

Nestortwahl

Die Aquarien (60 × 30 × 32 cm), in denen wir untersuchen, welche Aussenfaktoren die Nestortwahl der Stichlinge beeinflussen, sind folgendermassen eingerichtet (Abb. 2): Nahe der einen Aquarienecke steht eine Pflanzengruppe (Valisneria) und diagonal dazu, nahe der andern Ecke ein grösserer Stein. Ein mit Nestmaterial gefülltes Drahtkörbchen wird in der Mitte zwischen beiden im

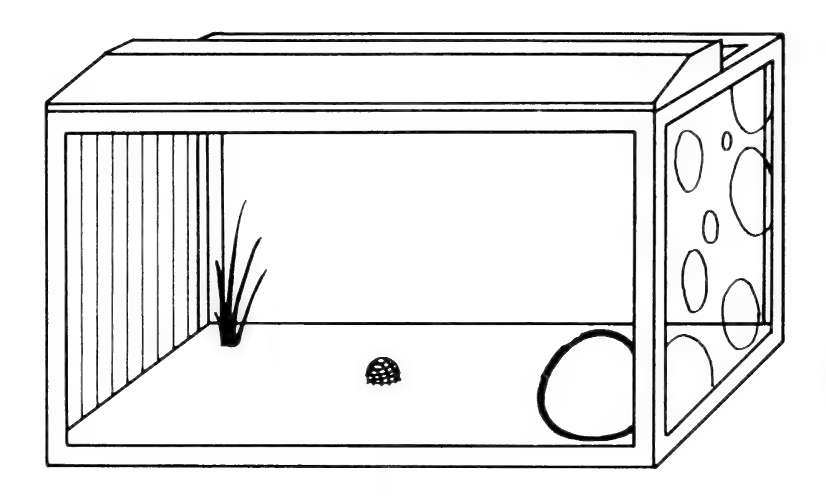


Abb. 2.
Einrichtung eines Versuchsbeckens
(seitliche Umhüllung mit Graukarton durchscheinend gezeichnet, vgl. Text).

Sand verankert. Seitlich sind die Aquarien mit Graukarton abgedeckt (in der Abb. 2 durchscheinend gedacht). An der einen Schmalseite besitzt er innen ein Strich- an der andern gleicherweise ein Kreismuster. Als Beleuchtung liegt auf der Deckscheibe eine Neonröhren-Aquarienlampe längs so, dass das Becken unter der Lampe heller ausgeleuchtet ist als entfernt davon. Boden und Nestmaterial sind in allen Versuchen gleich. Dagegen werden, wie Abb. 3 zeigt, Strich- und Kreismuster als Aussenstrukturen, Pflanzen und Stein als Objekte und Extreme der Helligkeitsverteilung in 8 verschiedenen Kombinationen angeboten, davon zwei bestimmte jeweils gleichzeitig, wie aus Abb. 2 ersichtlich ist (Pflanzen,

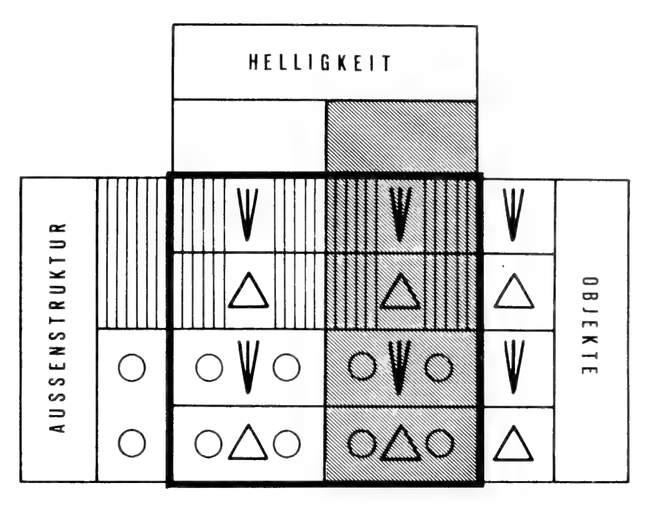


ABB. 3.
Kombinationen der Umweltkomponenten: Objekte, Aussenstrukturen, Helligkeiten.

TABELLE 1
Verteilung der Nester auf die Aquarienecken

Tabelle 1

Ecke	geschätzte relative Häufigkeit
1 ψ	44,2 %
2 leer	18,4 %
3 △	24,6 %
4 leer	12,8 %

Ecke 1: mit Valisneria, Ecke 2: nahe Stein,
Ecke 3: mit Stein, Ecke 4: nahe Valisneria

Strich, gedämpftes Licht/Stein, Kreis, helles Licht). Pro Kombinationspaar werden rund 110 Fische getestet.

Ergebnis: Von 506 Nestern befinden sich 492 nahe den Aquarienecken, jedoch in den verschiedenen ungleich gehäuft: Aus Tab. 1 geht hervor, dass mit Pflanzen besetzte Ecken attraktiver sind als solche, in denen sich ein Stein befindet.

Aber auch in den leeren Aquarienecken finden sich Nester. Die leeren Ecken bieten offenbar den Fischen etwas Aehnliches wie Pflanzen und Steine: eine teilweise Abschirmung gegen den freien Raum. Dieser Faktor ist deshalb in den

TABELLE 2

Wahrscheinlichkeiten für die Wahl verschiedener Komponentenkombinationen.
p *Wahrscheinlichkeit*, n *Anzahl Versuche*

Tabelle 2

		+ L	- L
St	V	p = 0,48 n = 106	p = 0,60 n = 108
	S	p = 0,36 n = 128	p = 0,38 n = 104
	$-O_s$	p = 0,22 n = 104	p = 0,22 n = 128
	$-O_v$	p = 0,13 n = 108	p = 0,27 n = 106
K	V	p = 0,29 n = 104	p = 0,40 n = 128
	S	p = 0,10 n = 108	p = 0,12 n = 106
	$-O_s$	p = 0,13 n = 106	p = 0,17 n = 108
	$-O_v$	p = 0,02 n = 128	p = 0,11 n = 104

+ L	unter der Lampe	V	Valisneria
— L	nicht unter der Lampe	S	Stein
St	Streifen	$— O_s$	ohne Objekt, nahe Stein
K	Kreise	$— O_v$	ohne Objekt, nahe Valisneria

möglichen Kombinationen, unter denen die Fische wählen können, ebenfalls zu berücksichtigen. Das ist in Tab. 2 der Fall, in der aufgeführt wird, mit welcher Wahrscheinlichkeit die verschiedenen Kombinationen gewählt worden sind. Der paarweise Vergleich für Aussenstrukturen (St, K), Helligkeit (grosse + L, gerin-

gere $-$L) und Objekte (V, S) sowie Ecken ($-O_s$, $-O_v$) zeigt, dass bei sonst gleichen Kombinationen die Wahrscheinlichkeit für St > K, $-$ L > + L und V > S, V > $-O_s$ oder $-O_v$, aber S > $-O_s$ oder $-O_v$ nur in der Kombination mit St, nicht aber mit K. Jeder der betrachteten Aussenfaktoren beeinflusst demnach die Nestortwahl unterschiedlich stark und die attraktivste Kombination ist in der Verbindung von V, St, $-$ L gegeben. Im Freiland dürften deshalb Stichlingnester an Orten mit gedämpftem Licht und Pflanzenbeständen zu erwarten sein. Solche würden den Fischen leicht ermöglichen, zum Nestort zurückzufinden, wie die folgenden Orientierungsversuche zeigen mögen.

Orientierungsversuche

Bevor der Stichling mit dem Nestbau fertig ist, nehmen wir ihn aus dem Aquarium und stellen entweder entgegengesetzte Helligkeitsverteilung her (Tab. 3 L′) oder vertauschen den Standort der Objekte (O′) oder verschieben das

Tabelle 3

Komponentenwechsel vor Abschluss des Nestbaus

Tabelle 3

1. L′	5. L′ O′	11. L′ O′ N′	15. L′ O′ N′ Sa′
2. O′	6. L′ N′	12. L′ O′ Sa′	
3. N′	7. L′ Sa′	13. O′ N′ Sa′	
4. Sa′	8. O′ N′	14. L′ N′ Sa′	
	9. O′ Sa′		
	10. N′ Sa′		

L′ Entgegengesetzte Helligkeit
O′ Standorttausch der Objekte
N′ Nestverschiebung in diagonal gegenüberliegende Ecke
Sa′ Seitenwechsel der Aussenstrukturen

Nest diagonal zur andern Ecke (N′) oder vertauschen seitlich die Aussenstrukturen (Sa′) oder nehmen gleichzeitig verschiedene der aufgeführten Veränderungen vor (Nr. 5—15). Falls sich der Fisch bei der Rückkehr zum Nestort vor dem Eingriff an einer oder mehveven der vertauschten Aussenstrukturen orientierte, müsste er nach Wiedereinsetzen ins Becken statt zum Nestort in entgegengesetzter Richtung, von ihm wegschwimmen.

Ergebnis: Nach Wiedereinsetzen ins Becken und Aufnahme von Nestmateria schwimmt der Stichling bei nur L′ und in allen Kombinationen mit L′ in dei entgegengesetzten Richtung, also entsprechend der ursprünglichen Helligkeits-verteilung („lichtrichtig"), ungeachtet dessen, wo sich das Nest, die Objekte und die Aussenstrukturen befinden (Tab. 4, 1. Zeile, 1. und 2. Kolonne). Ohne

TABELLE 4

Erstes Schwimmen nach Komponentenwechsel

Tabelle 4

	erstes Schwimmen mit Nestmaterial		erstes Schwimmen ohne Nestmaterial	
	Licht richtig L_r	Licht falsch L_f	Licht richtig L_r	Licht falsch L_f
vor Beschäftigung mit Nest	65	7	18	42
nach Beschäftigung mit Nest	83	31	34	59

Nestmaterialaufnahme schwimmt der Fisch signifikant häufiger „lichtfalsch", also „objektrichtig". Beim Eintragen von Nestmaterial orientiert sich der Stichling demnach an der Helligkeitsverteilung, beim Schwimmen ohne Nestmaterial häufiger nach Objektmerkmalen. Auch beim Eintragen von Nestmaterial wird in Nestortnähe auf Gegenstandsorientierung umgeschaltet: "Falsches" Objekt und fehlendes Nest erzeugen verlangsamtes Anschwimmen des vermeintlichen Nestortes. Suchschwimmen tritt auf und hält so lange an, bis die der Gegenstands-orientierung entsprechende Merkmalskombination aufgefunden ist. Die Umstellung auf "lichtfalsches" Schwimmen wird nicht durch Beschäftigung mit dem Nest erreicht (Tab. 4, 2. Zeile, Kolonne 1 und 2), sondern durch mehrmaliges Leerschwimmen zwischen Körbchen und Nest. Falls im Freiland zwischen offenem Wasser und den Pflanzenbeständen in Ufernähe Helligkeitsunterschiede bestehen, was zutreffen dürfte, fände der Stichling mit Hilfe des Fernorientierungssystemes sicher ans Ufer zurück, wenn er sich davon entfernt hat auf der Suche nach Nestmaterial, und fände aufgrund der Gegenstandsorientierung zu seinem Nestort.

Die Nestortwahl- und Orientierungsversuche in Aquarien zeigen, dass der Stichling in einem bestimmten Angebot von Aussenfaktoren je nach Handlungsbereitschaft Verschiedenes beachtet und sich auf diese Weise eine je funktionsspezifische Umwelt schafft.

Ob das System bei freilebenden Stichlingen gleich arbeitet, sollen spätere Untersuchungen zeigen.

Résumé

Lorsque, parmi huit facteurs extérieurs variés systématiquement, quatre différentes combinaisons de trois facteurs sont présentées à l'épinoche, celle-ci choisit avant tout la combinaison suivante: Plantes situées dans un angle de l'aquarium, face latérale de l'aquarium striée, éclairage tempéré. Deux systèmes d'orientation permettent à l'épinoche de retrouver l'emplacement du nid: L'intensité de l'éclairage à distance du nid et après avoir recueilli le matériel pour la construction du nid, et les objets lorsque l'épinoche se trouve à proximité du nid.

Zusammenfassung

Stichlinge bevorzugen unter je vier Dreierkombinationen von acht systematisch variiert angebotenen Aussenfaktoren bestimmte; allen voran in Ecken stehende Pflanzen bei strichförmigen Aussenstrukturen und gedämpftem Licht. Zwei Orientierungssysteme, Helligkeitsorientierung entfernt vom Nestort nach Aufnahme von Nestmaterial und Objektorientierung in Nestnähe, ermöglichen dem Stichling, den Nestort aufzufinden.

Summary

Of 8 systematically varied external facts, the stickleback prefers out of 4 different combinations of groups of three, especially the following: plants in the corner of the aquarium, striped exterior and subdued light. Two systems of orientation allow the stickleback to recognize its nesting place: away from it, the intensity of light helps the stickleback to find it again, after having gathered the nesting material. Near the nest, the stickleback gets its bearings from the objects in the vicinity.

N° 38. **Rüdiger Wehner, Werner P. Eheim** und **Paul L. Herrling.** — Die Rastereigenschaften des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). [1 2 3] (Mit 8 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

In den visuellen Systemen aller höheren Tiere müssen Lichtquanten, bevor sie Sehzellen erregen können, Linsensysteme passieren. Demnach bestimmen die Übertragungseigenschaften dieser Linsensysteme die optischen Eingangsdaten für die Transducer-Prozesse, die sich als erster Schritt der neurophysiologischen Verarbeitung am Rezeptor abspielen. Bei Arthropoden, deren Linsensysteme aus regelmäßigen Rastern getrennter dioptrischer Apparate bestehen, werden diese Übertragungseigenschaften durch die beiden Rastergrössen des Öffnungswinkels eines Ommatidiums und des Divergenzwinkels zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien festgelegt. Die Kenntnis dieser beiden Grössen erlaubt es, die optischen Transformationen zu rekonstruieren, die eine beliebige Helligkeitsumwelt durch das Raster der einzelnen Linsensysteme im Komplexauge erfährt.

1. Anatomie des dioptrischen Apparates

Die Bestimmung der Rastergrössen haben wir am Komplexauge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* vorgenommen, da wir bei dieser sich fast ausschliesslich optisch orientierenden Ameisenart zur Zeit verschiedene Leistungen des visuellen Systems untersuchen (Wehner, 1969, 1970, 1971, Wehner und Duelli, 1971) und dazu über die vom optischen Apparat gelieferten Eingangsdaten informiert sein müssen. In jedem der mehr als 1200 Ommatidien, die die grössten Individuen (Kopfseitenlänge 2,20 ± 0,03 mm) dieser polymorphen Wüstenameise pro Komplexauge besitzen (Menzel und Wehner, 1970), besteht der dioptrische Apparat aus einer Cornealinse (Gesamtdicke in der zentralen Augenregion

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.

[2] Die Stereoscan-elektronenmikroskopischen Aufnahmen (Abb. 4—6) wurden im Institut für Elektronenmikroskopie der ETH (Dr. H. U. Nissen, R. Wessicken) angefertigt. Die interferenzmikroskopischen Messungen erfolgten durch Herrn cand. zool. C. Mondadori am Institut für Allgemeine Botanik der ETH (Prof. Dr. F. Ruch).

[3] Die Beschaffung des Versuchsmaterials in Maharès (Süd-Tunesien) wurde durch die Claraz-Stiftung, Zürich, und die Versuchsanordnung zur Bestimmung der Öffnungswinkel von der Fa. Wild, Heerbrugg, unterstützt.

a = 27,2 ± 0,2 µm, Abb. 1 und 2), die mit einem halbkugelförmigen Zapfen (r = 7,1 ± 0,1 µm) nach innen vorspringt, und dem von 4 Semper-Zellen gebildeten euconen Kristallkegel (Länge b = 30,9 ± 0,2 µm). Die gesamte Cornea weist eine sowohl elektronen- als auch polarisationsmikroskopisch sichtbare

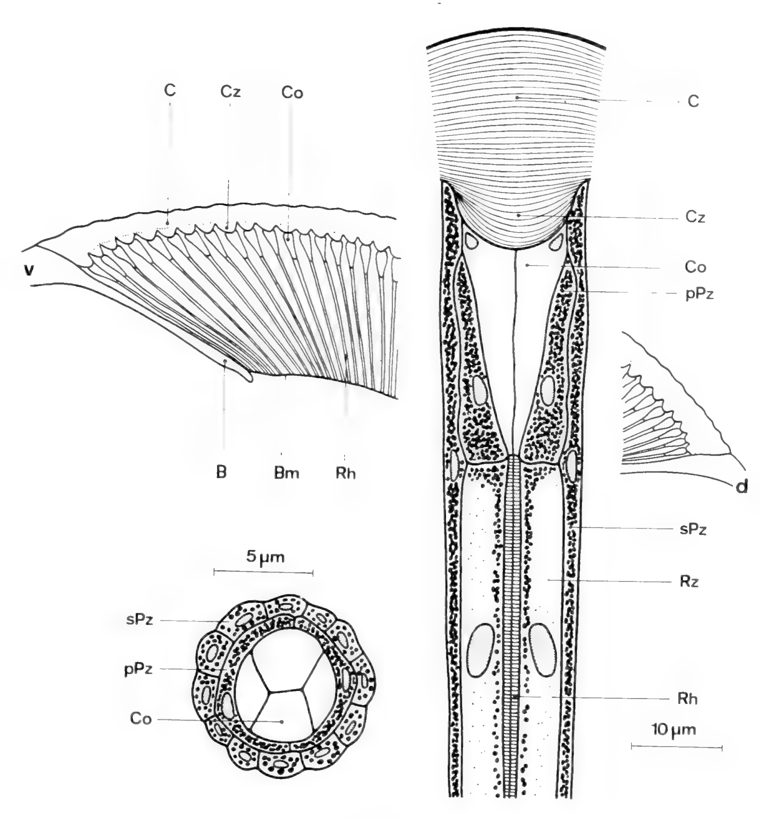


Abb. 1.

Längs- und Querschnitt durch ein Ommatidium von *Cataglyphis bicolor*. Im Hintergrund ist schematisch ein in der x-Ebene (Abb. 4) geführter Längsschnitt durch das gesamte Komplexauge skizziert. B, Cuticularblende des Auges; Bm, Basalmembran; C, Cornea (distaler Abschnitt); Co, Kristallkegel (Euconus); Cz, Corneazapfen; d, dorsal; pPz, primäre Pigmentzelle; Rh, Rhabdom; Rz, Retinulazelle (Sehzelle); sPz, sekundäre Pigmentzelle; v, ventral.

Schichtung auf, der eine anisotrope Cuticularlamellierung zugrunde liegt. Nach interferenzmikroskopischen Messungen erreicht der Brechungsindex im Zentrum der distalen Corneazone (ohne Zapfen) einen maximalen Wert von n = 1,52 (gemessen an 10 µm-Gefrierschnitten, Cryo-Cut, American Optical Comp., mit dem Zweistrahl-Interferenzmikroskop Leitz, Mach-Zehnder-Typ mit Keil-Kompensator). Unhüllt werden Corneazapfen und Kristallkegel von 2 primären und 10—12 sekundären Pigmentzellen, von denen letztere auch die Retinulae der

einzelnen Ommatidien gegeneinander isolieren. Jede Retinula, die sich innen an den dioptrischen Apparat anschliesst, besteht distal aus 8 Sehzellen, deren Rhabdomere wie bei allen Hymenopteren zu einem einheitlichen Rhabdom verschmol-

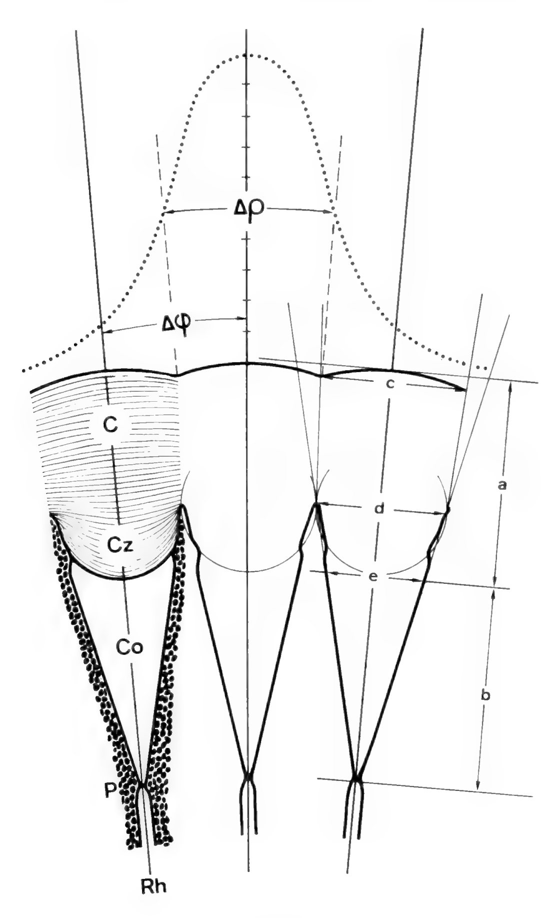


ABB. 2

Divergenzwinkel (Δφ) und Öffnungswinkel (Δρ) im Komplexauge von *Cataglyphis bicolor*. Δρ ist als Halbwertsbreite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve um die optische Achse des mittleren Ommatidiums angegeben. Der dioptrische Apparat eines Ommatidiums besitzt bei der grössten Individuenklasse (Kopfseitenlänge 2,20±0,03 mm) folgende Abmessungen; Gesamtdicke der Cornea a = 27,2 ± 0,2 μm, Länge des Kristallkegels b = 30,9 ± 0,2 μm, Durchmesser der Corneafacetten c = 17,7 ± 0,1 μm, Durchmesser des Corneazapfens d = 14,3 ± 0,3 μm, distaler Conus-Durchmesser e = 10,6 ± 0,1 μm. Die Messungen wurden an Ommatidien No. 20—28 (No. 1 ventral) auf Longitudinalschnitten vorgenommen. C, distale Corneazone; Co, Kristallkegel (Euconus); Cz, Corneazapfen; P, Pigmentzellen; Rh, Rhabdom.

zen sind. Im Gegensatz zum Dipteren-Auge wirkt also bei Hymenopteren ein Ommatidium als funktionelle Einheit, so dass die physiologisch wirksamen Rastergrössen im Divergenzwinkel Δφ zwischen den optischen Achsen benach-

barter Ommatidien und im Öffnungswinkel $\Delta\rho$ — d.h. dem Lichteinzugsbereich oder Sehfeld — eines Ommatidiums bestehen.

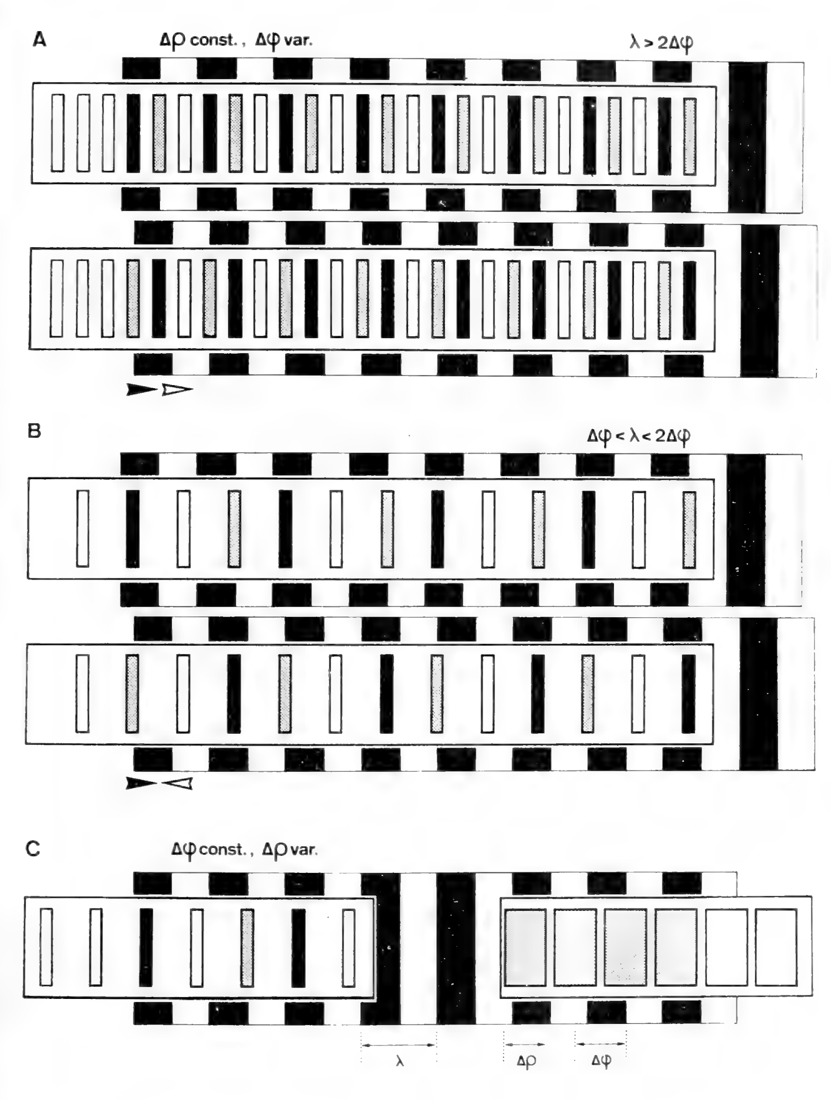


ABB. 3.

Die Bildübertragung einer eindimensionalen Helligkeitsumwelt (äquidistantes Streifenmuster der Wellenlänge λ) durch eine Schlitzrasterfolie mit dem Schlitzabstand $\Delta\varphi$ (Divergenzwinkel) und der Schlitzbreite $\Delta\rho$ (Öffnungswinkel). A, B, Auflösungsvermögen: Die Grössen von $\Delta\varphi$ und λ sind so gewählt, dass die Richtung der gesehenen Musterbewegung (▷) mit der tatsächlichen (▶) übereinstimmt (A) bzw. ihr entgegengesetzt ist (B); C, Kontrastübertragung: Die Vergrösserung von $\Delta\rho$ bei der rechten gegenüber der linken Rasterfolie führt zu einer Verminderung des übertragenen Kontrasts.

2. Auflösungsvermögen und Kontrastübertragung

Die fundamentale Bedeutung dieser beiden Rastergrössen für die Übertragung von Helligkeitsfunktionen sei im folgenden kurz skizziert. In einer Modelldarstellung simulieren wir das Facettenraster durch eine Schlitzrasterfolie, bei der $\Delta\varphi$ dem Abstand der Schlitze und $\Delta\rho$ deren Breite entspricht (Abb. 3). Hinter diesem Schlitzraster wird eine Helligkeitsumwelt in Form eines äquidistanten Streifenmusters der Wellenlänge λ bewegt. Diese Methode entspricht dem experimentellen Ansatz bei Untersuchungen optomotorischer Reaktionen (vgl. die umfangreiche Analyse des Bewegungssehens von *Drosophila melanogaster* durch Götz, 1964, 1965, 1968). Variieren wir nun $\Delta\varphi$ bei konstantem $\Delta\rho$ (Abb. 3 A, B), dann kommt es bei einem bestimmten Verhältnis von $\Delta\varphi/\lambda$, nämlich bei $\Delta\varphi < \lambda < 2\,\Delta\varphi$, zu einer Umkehr der Musterbewegung: die übertragene Musterbewegung ist in diesem Bereich der tatsächlichen Musterbewegung entgegengesetzt. Demnach kann der Wert $\Delta\varphi/\lambda > 0{,}5$ als *Auflösungsgrenze* für die räumlichen Perioden der Helligkeitsumwelt gelten. Quantitativ werden diese Verhältnisse durch die Interferenzfunktion beschrieben. Die Variation der Sehfeldgrösse $\Delta\rho$ bei konstantem Sehfeldabstand $\Delta\varphi$ beeinflusst dagegen die *Kontrastübertragung* des Facettenrasters. Für eine gegebene Musterwellenlänge λ wird der übertragene Kontrast umso geringer, je grössere Werte $\Delta\rho$ annimmt (Abb. 3 C). Bei einem kritischen, physiologisch bestimmbaren Verhältnis von $\Delta\rho/\lambda$ reicht dann der übertragene Kontrast nicht mehr aus, um in benachbarten Seheinheiten zu unterschiedlichen Erregungen zu führen. Kennt man diese beiden optischen Eigenschaften eines Facettenrasters — Auflösungsvermögen und Kontrastübertragung — lässt sich anhand eines vorgegebenen Helligkeitsmusters die Reizsituation in der Rezeptorebene eindeutig bestimmen.

3. Experimentelle Bestimmung der Rastereigenschaften

a) *Divergenzwinkel* $\Delta\varphi$: Eine Aufsicht auf das hexagonale Facettenraster von *Cataglyphis bicolor* zeigt 3 senkrecht auf der Augenoberfläche stehende Ebenen (Abb. 4), die dadurch ausgezeichnet sind, dass sie die optischen Achsen aller in der Schnittebene liegenden Ommatidien einschliessen. Allein in diesen 3 Ebenen x, y und z (vgl. Braitenberg, 1967, für *Musca domestica*) lassen sich Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ zwischen unmittelbar benachbarten Ommatidien bestimmen. Dazu werden auf histologischen Schnitten der zentralen Augenregion (Fixierung mit Glutaraldehyd, $p_H = 7{,}4$, und Dubosque-Brasil; Einbettung in Durcupan Fluka; Schnittdicke 2 μm, Ultramikrotom Leitz, Fernandez-Moran) die anatomischen Achsen der dioptrischen Apparate ermittelt und die Divergenzwinkel

irekt ausgemessen (Vergrösserung der Schnittbilder 850—950 ×). Gleichzeitig ıssen sich an denselben Schnitten der Krümmungsradius r und der Abstand c der

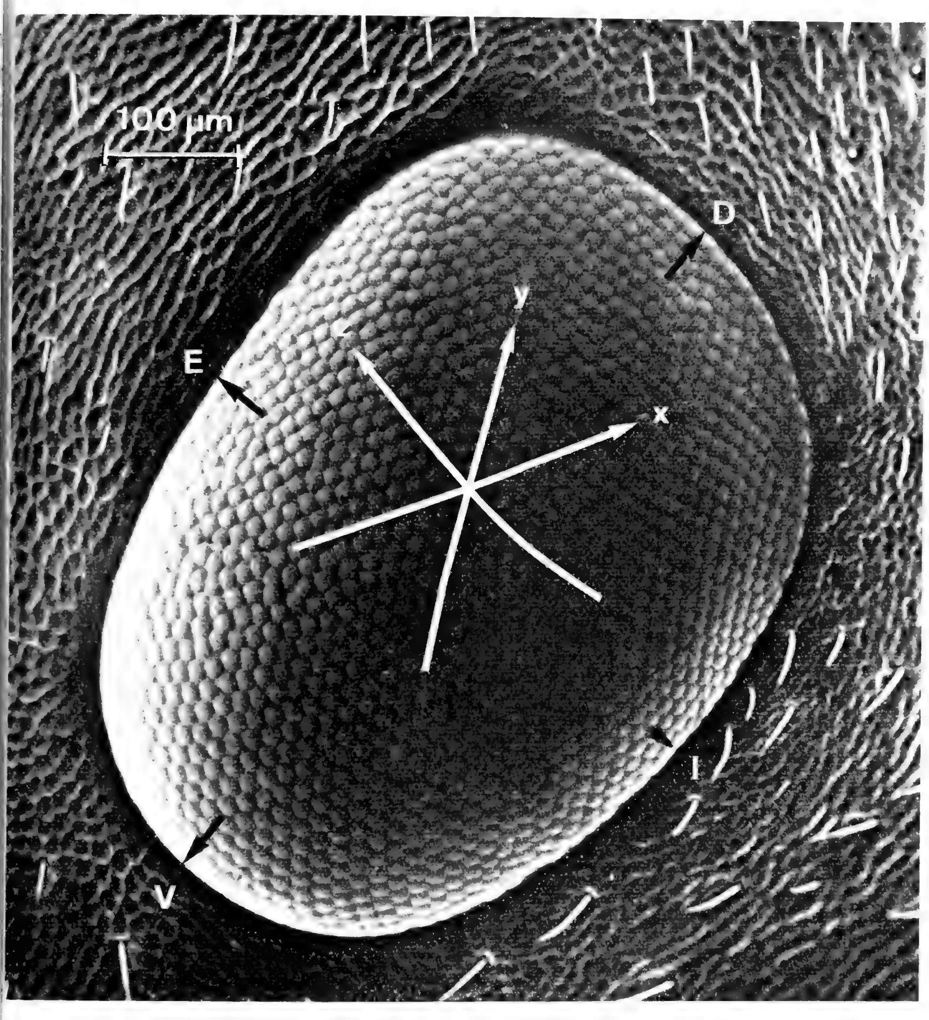


ABB. 4.

Stereoscan-Aufsicht auf ein rechtes Komplexauge (1273 Ommatidien) von *Cataglyphis bicolor*. x, y, z, Schnittebenen für die Divergenzwinkel-Messungen. Die Ebenen verbinden die optischen Achsen benachbarter Ommatidien. D, dorsal; E, extern (lateral); I, intern (median); V, ventral.

Facettenmittelpunkte bestimmen. Aus diesen beiden Werten ergibt sich der Divergenzwinkel rechnerisch nach der Gleichung tg $(\Delta\varphi/2) = c/2\,r$. Das gleiche Verfahren kann auch bei rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Stereoscan Typ Cambridge; Gesemtvergrösserung 710—1050 × für c und 125—325 × für r, s. Abb. 5 und 6) angewandt werden und führt bei exakter Bestimmung der

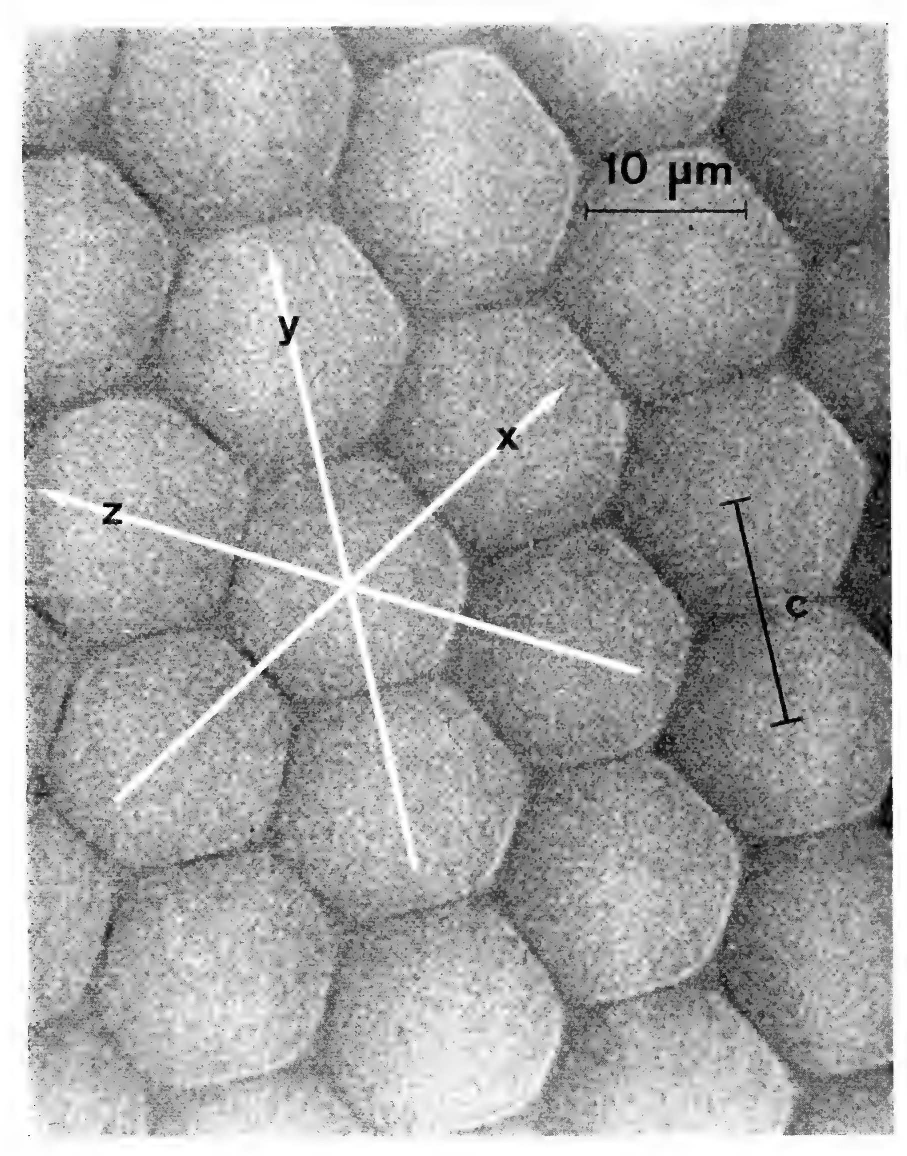


ABB. 5.

Ausschnitt aus der zentralen Region des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Stereoscan-Aufnahme). Zur Bedeutung der Achsen x, y und z s. Abb. 4: c, Abstand der optischen Achsen benachbarter Ommatidien auf der Höhe der Cornea-Facetten.

Krümmungsradien in Lateralansichten des Auges zu den gleichen Werten wie die histologischen Untersuchungen (vgl. WEHNER 1971, Abb. 9). Nach dem zuerst genannten Verfahren ergeben sich in der transversalen z-Richtung und der

longitudinalen x-Richtung mittlere Divergenzwinkel-Werte von $\Delta\varphi$ (z) = 4.3° und $\Delta\varphi$ (x) = 3.3° (Tab. 1). Eine eingehende Diskussion mit den nach den beiden übrigen Methoden gewonnenen Werten sowie eine Betrachtung der Divergenzwinkel randständiger Ommatidien soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

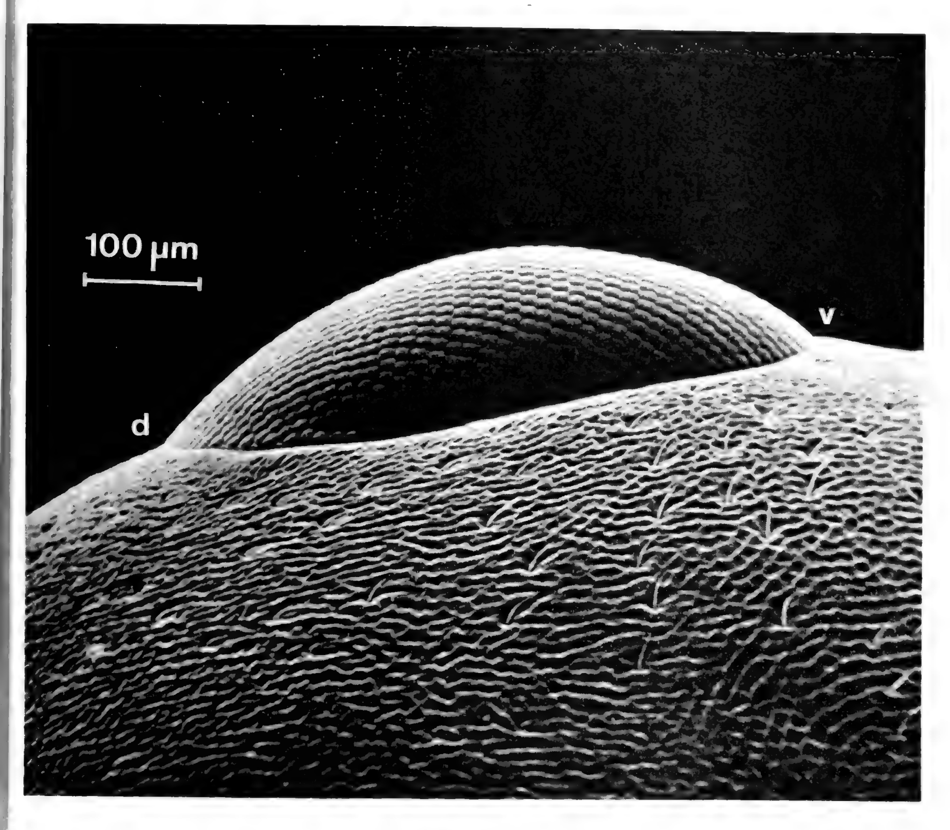


Abb. 6.

Mediananansicht eines linken Komplexauges (987 Ommatidien) von *Cataglyphis bicolor* (Stereoscan-Aufnahme). d, dorsal; v, ventral.

b) *Öffnungswinkel* $\Delta\rho$: Im Gegensatz zu $\Delta\varphi$ lässt sich $\Delta\rho$ nur physiologisch — am besten über eine Richtungsempfindlichkeits-Kurve (REK) — bestimmen. Zu diesem Zweck wird mit einem Rasierklingensplitter, der auf einer Lautsprechermembran befestigt ist und über einen Frequenzgenerator in Schwingung (180 Hz) gerät, eine Augenkalotte abgekappt und in Insekten-Ringer-Lösung mit der Cornea-Seite nach unten in den Strahlengang eines Mikroskops (ohne Kondensor; Objektiv: Wild Fluotar HI 50) gebracht (Kirschfeld, 1967). Beleuchtet man die Augenkalotte von aussen mit diffusem Licht, dann leuchten die einzelnen Rhabdome als helle Punkte auf. Zur Sehfeldbestimmung wird ein einzelnes

TABELLE 1

Divergenzwinkel ($\Delta\varphi$)—Bestimmungen in der zentralen Region des Komplexauges von Cataglyphis bicolor

Die x-Achse verläuft von lateral-ventral nach median-dorsal, die z-Achse von median nach lateral (vgl. Abb. 4); beide Achsen liegen in Ebenen, die die optischen Achsen benachbarter Ommatidien einschliessen; KSL, Kopfseitenlänge; Omm.-Int., Ommatidienintervall, in dem die $\Delta\varphi$-Messungen durchgeführt wurden; Ommatidium No. 1 stellt in der x-Achse das am weitesten ventral, in der z-Achse das am weitesten median liegende Ommatidium dar; ^{n}Sect., Anzahl untersuchter Schnitte; ^{n}Omm., Anzahl vermessener Ommatidien; K, Berechnung von $\Delta\varphi$ mit Hilfe des Krümmungsradius und des Abstandes der optischen Achsen benachbarter Ommatidien auf Höhe der Cornea-Facetten; C, direkte Bestimmung von $\Delta\varphi$ anhand der optischen Achsen benachbarter Ommatidien.

Achse	Ind. No.	KSL [mm]	Omm.-Int.	^{n}Sect.		^{n}Omm.		$\Delta\varphi$ [°] K		$\Delta\varphi$ [°] C	
x	H 45-R	2,14	6-25	10	14	27	34	2,9 ± 0,2	2,7 ± 0,1	3,3 ± 0,2	3,4 ± 0,1
	D 47-L	2,14	24-30	4		7		2,3 ± 0,2		3,4 ± 0,5	
z	H 35-R	2,28	12-19, 24-31	5	37	17	123	2,8 ± 0,1	3,4 ± 0,1	4,1 ± 0,4	4,3 ± 0,1
	D 36-L	2,29	12-19	8		21		3,3 ± 0,1		5,0 ± 0,3	
	H 43-L	2,14	19-31	9		33		3,6 ± 0,1		4,8 ± 0,2	
	H 46-R	2,14	15-28	8		25		3,3 ± 0,2		3,7 ± 0,2	
	D 47-R	2,26	12-30	7		27		4,0 ± 0,2		3,9 ± 0,2	

Ommatidium ausgeblendet und eine punktförmige Lichtquelle (Hg-Dampf-Höchstdrucklampe HBO 200 W/2) mit Hilfe einer Perimeteranordnung (r = 70 cm) in die optische Achse des Ommatidiums eingestellt (Abb. 7). Die Nullstellung der Lichtquelle ist an dem maximalen Lichtfluss im Rhabdom erkennbar. Bewegt man nun die Punktlichtquelle auf Grosskreisbögen in vorgege-

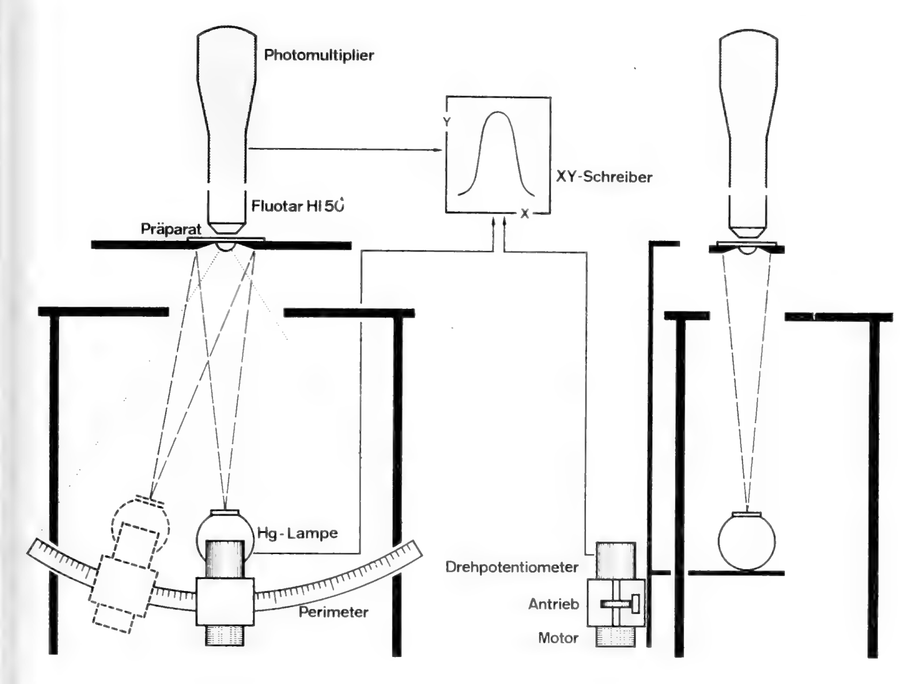


ABB. 7.
Versuchsanordnung zur Bestimmung der Richtungsempfindlichkeits-Verteilungen einzelner Ommatidien. Links: Frontalansicht; rechts: Lateralansicht.

benen Richtungen aus der optischen Achse heraus, lässt sich im Rhabdom eine stetige Verminderung des Lichtflusses beobachten. Die transmittierte Lichtmenge wird von einem Photomultiplier (Leitz MPE, V FS 9A, Fernseh GmbH, Darmstadt) registriert und mit einem XY-Schreiber (F-32 Riken Denshi), dessen X-Eingang von einem Drehpotentiometer die Winkelstellung der Lichtquelle übermittelt bekommt, kontinuierlich aufgezeichnet. Auf diese Weise erhält man gaussförmige REKs, deren Halbwertsbreite $\Delta\rho$ ein Mass für die Sehfeldgrösse des Ommatidiums darstellt.

Wie die $\Delta\varphi$-Messungen stammen auch die $\Delta\rho$-Bestimmungen von helladaptierten Augen. Unmittelbar vor dem Abkappen der Augenkalotte und dem Vermessen der REK wurden die Tiere in UV-permeablen Plexiglasküvetten (Plexiglas No. 208, Röhm und Haas) 30—90 min lang der Bestrahlung durch

eine Xenon-Hochdrucklampe (Osram XBO 450 W) ausgesetzt. In Abb. 8 sind 2 Originalregistrierungen aus der zentralen Augenregion von *Cataglyphis bicolor* und — vergleichsweise — *Apis mellifica* bei mittlerer Verstärkung angegeben. Aus

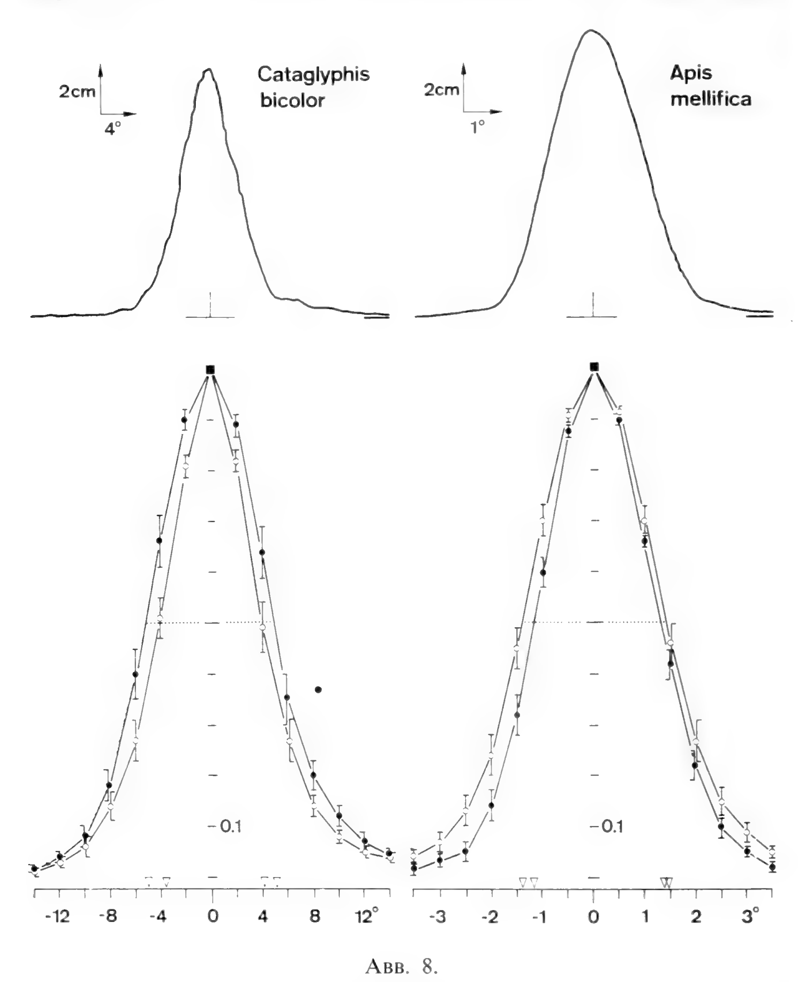


Abb. 8.

Richtungsempfindlichkeits-Kurven einzelner helladaptierter Ommatidien von *Cataglyphis bicolor* und *Apis mellifica* in longitudinaler (vertikaler, ●) und transversaler (horizontaler, o) Richtung. Oben: Originalregistrierungen; unten: Mittelwertskurven. Zahl der ausgemessenen Ommatidien n = 44; Zahl der für die Konstruktion der Mittelwertskurven vermessenen Einzelwerte N = 616.

den normierten REKs wurden in 2°– *(Cataglyphis)* resp. 0,5°– Intervallen *(Apis)* Mittelwerte berechnet und zu Mittelwertskurven zusammengestellt (Abb. 8). Als mittlerer Öffnungswinkel bildet jedoch das anhand der einzelnen Halbwertsbreiten berechnete Dichtemittel (Modus) einen exakteren Näherungswert. Er beträgt für *Cataglyphis bicolor* $\Delta\rho(l) = 8{,}8°$ in longitudinaler und

$\Delta\rho(t) = 6{,}8^\circ$ in transversaler Richtung (*Apis mellifica*: $\Delta\rho(l, t) = 2{,}6^\circ$ in der Longitudinal- wie Transversal-Achse). Da der Unterschied zwischen den beiden Werten nach dem Wilcoxon-Test nur ein $0{,}2 < p < 0{,}5$ liefert, kann das Sehfeld eines Ommatidiums als eine um die optische Achse nahezu rotationssymmetrische Gauss-Verteilung angesehen werden.

4. Diskussion

Da der Öffnungswinkel den Divergenzwinkel erheblich übertrifft ($\Delta\rho/\Delta\varphi > 1$), kommt es zwischen benachbarten Ommatidien zu einer deutlichen Sehfeldüberlappung. Demnach wird bei einem konstanten Wert des Produktes $\Delta\varphi\Delta\rho$ die Kontrastübertragung zugunsten des Auflösungsvermögens vermindert. Der übertragene Kontrast könnte freilich nachträglich durch laterale Inhibitionsmechanismen wieder erhöht werden (*Limulus polyphemus*: Hartline, Wagner und Ratliff, 1956; Kirschfeld und Reichardt, 1964; histologischer Nachweis lateraler Interneurone in der Lamina von *Musca domestica*: Strausfeld und Braitenberg, 1970).

Bei anderen Insektenarten sind Richtungsempfindlichkeits-Kurven über kontinuierliche Aufzeichnung des Lichtflusses im dioptrischen Apparat noch nicht gemessen worden. Kuiper (1962) hat am Bienenauge nur diskrete Raumrichtungen geprüft und daraus auf eine — wohl mit Sicherheit zu grosse — Halbwertsbreite von $\Delta\rho = 6$—7° geschlossen. Demgegenüber stimmen visuelle Sehfeldbestimmungen, wie sie Autrum und Wiedemann (1962) und Wiedemann (1965) für die Biene anhand des Aufleuchtens der Rhabdome bei randständiger Beleuchtung mit einer Punktlichtquelle gewonnen haben (longitudinal $6{,}7^\circ$, transversal $7{,}2^\circ$), sehr gut mit unseren eigenen Befunden überein (longitudinal $6{,}7 \pm 0{,}1^\circ$, transversal $7{,}4 \pm 0{,}2^\circ$, was einer Breite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve bei $3{,}4 \pm 0{,}5\,\%_0$ entspricht). Elektrophysiologische Messungen bei *Limulus polyphemus* (Waterman, 1954; Kirschfeld und Reichardt, 1964), *Calliphora erythrocephala* (Washizu, Burkhardt und Streck, 1964; Burkhardt, de la Motte und Seitz, 1966) und *Musca domestica* (Kirschfeld, 1965) führen ebenfalls zu einem Verhältnis von $\Delta\rho/\Delta\varphi > 1$. Ioannides und Walcott (1971) geben zu ihren an den Wanzen *Lethocerus insulanus* und *L. americanus* gemessenen Halbwertsbreiten von $\Delta\rho = 9^\circ$ dagegen keine $\Delta\varphi$-Werte an.

Bevor aus den experimentell ermittelten $\Delta\rho$-Werten weiterreichende Schlüsse für die optische Datenverarbeitung in Komplexaugen gezogen werden, bleibt jedoch methodisch abzuklären, in welchem Umfang die in den einzelnen Arbeiten angewandten Augenpräparationen die Richtungsempfindlichkeits-Kurve verbreitern. Ferner liefern alle diese Messungen natürlich keine Informationen darüber, welche Breite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve sich bei den

nachgeschalteten neuronalen Übertragungsvorgängen als Sehfeldbegrenzung auswirkt. Die bisher vorliegenden verhaltensphysiologischen $\Delta\rho$-Bestimmungen (*Drosophila melanogaster*: GÖTZ, 1964, 1965) führen jedenfalls zu einem Verhältnis der Rastergrössen von $\Delta\rho/\Delta\varphi = 0,76$, das dem für optimale Abbildungseigenschaften theoretisch zu fordernden Wert — Abfall der Kontrastfunktion im Bereich der Auflösungsgrenze — sehr nahe kommt (vgl. auch MC CANN und MAC GINITIE, 1965, für *Musca domestica*).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Komplexaugen der polymorphen Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* enthalten bei den grössten Individuen (Kopfseitenlänge 2,20 ± 0,03 mm) mehr als 1200 Ommatidien. Der lichtbrechende Apparat besteht aus einer Cornealinse (Dicke des distalen Abschnitts $a_d = 20,1 \pm 0,2\,\mu m$; maximaler Brechungsindex $n = 1,52$) mit einem proximal vorspringenden halbkugelförmigen Corneazapfen ($r = 7,1 \pm 0,1\,\mu m$) sowie einem euconen Kristallkegel (Länge $b = 30,9 \pm 0,2\,\mu m$).

2. Der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien wird anhand von Stereoscan-Aufnahmen und histologischen Schnittbildern nach Messung von Krümmungsradius und Abstand der optischen Achsen auf Höhe der Cornea-Facetten berechnet und mit Hilfe der optischen Achsen des lichtbrechenden Apparates direkt bestimmt. Nach der letztgenannten Methode ergibt sich für die zentrale Augenregion ein mittlerer Wert von $\Delta\varphi$ (x) = 3,4 ± 0,1° in der x-Achse, die mit der Longitudinal-(Vertikal-) Achse einen Winkel von 30° bildet, und $\Delta\varphi$ (z) = 4,3 ± 0,1° in transversaler (horizontaler) Richtung.

3. Der Öffnungswinkel $\Delta\rho$ eines Ommatidiums ergibt sich als Halbwertsbreite der am helladaptierten Auge bestimmten Richtungsempfindlichkeits-Kurve zu $\Delta\rho$ (l) = 8,8° (longitudinal) und $\Delta\rho$ (t) = 6,8° (transversal). Die Richtungsempfindlichkeits-Kurve wurde durch kontinuierliche Aufzeichnung der vom dioptrischen Apparat transmittierten Lichtmenge gewonnen, wenn sich eine Punktlichtquelle in vorgegebener Richtung durch das Sehfeld des Ommatidiums bewegt.

4. Vergleichsmessungen aus der zentralen Augenregion von *Apis mellifica* werden mitgeteilt: $\Delta\rho$ (l, t) = 2,6°.

Summary

1. The compound eye of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*, consists of more than 1200 ommatidia, if one refers to the largest individuals (length of the head capsule in lateral view $2.20 \pm 0{,}03$ mm). The dioptric apparatus is composed of a crystalline cone (length $30.9 \pm 0.2\ \mu m$) and a cuticular lens. The latter can be regarded as a modified multilayered cuticule (width of the distal zone $a_d = 20.1 \pm 0.2\ \mu m$, maximum refractive index $n = 1.52$) with a half-sphered cuticular cone ($r = 7.1 \pm 0.1\ \mu m$) on its proximal side.
2. The interommatidial inclination $\Delta\rho$ (angle between the optical axes of adjacent ommatidia) is calculated from the diameter of corneal facets and the radius of curvature by means of stereoscan electron microscopic graphs and histological sections (K). Furthermore, it is directly measured with respect to the optical axes of the cuticular lens systems (C). Using the C-method mean values of $\Delta\varphi$ (z) $= 4.3 \pm 0.1°$ and $\Delta\varphi$ (x) $= 3.4 \pm 0.1°$ are obtained for the transversal (horizontal) and the x-direction in the central part of the eye. The x-direction deviates by 30° from the longitudinal (vertical) axis.
3. The visual fields ($\Delta\rho$) of single ommatidia in light-adapted eyes are recorded by use of an angular sensitivity distribution. The sensitivity distribution, approximating a Gauss-function, can be obtained by measuring the amount of light passing through the dioptric apparatus after having entered the cuticular lens from varying directions in space. The half-width of that transmission distribution was calculated as $\Delta\rho$ (1) $= 8{,}8°$ (longitudinal axis) resp. $\Delta\rho$ (t) $= 6{,}8°$ (transversal axis). Thus the visual fields of adjacent ommatidia strongly overlap.
4. In the central region of the honeybee eye $\Delta\rho$ is measured for comparison ($\Delta\rho = 2.6°$ in both, longitudinal and transversal direction).

Résumé

1. Les yeux composés de la fourmi du désert *Cataglyphis bicolor* contiennent environ 1200 ommatidies pour les individus les plus grands (longueur latérale de la tête 2.20 ± 0.03 mm). L'appareil dioptrique est composé d'un cône cristallin (longueur $b = 30.9 \pm 0.2\ \mu m$, mêmes individus que plus haut) et d'une lentille cuticulaire qui peut être considérée comme la cuticule à structure lamellaire modifiée (largeur de la partie distale: $a_d = 20.1 \pm 0.2\ \mu m$, index de réfraction maximal: $n = 1.52$) à laquelle est ajoutée une demi-sphère ($r = 7.1 \pm 0.1\ \mu m$) du côté proximal.

2. L'angle de divergence: $\Delta\varphi$ (angle entre les axes optiques de deux ommatidies adjacentes) se calcule d'après des coupes histologiques des deux façons suivantes: K) d'après le rayon de courbure de l'œil et le diamètre des facettes; C) d'après une mesure directe des axes géométriques de la partie cuticulaire du système dioptrique. Pour des raisons qui seront discutées dans un prochain travail, les résultats des deux méthodes ne correspondent pas exactement: K (axe x): 2.7 ± 0.1°; K (axe z): 3.4 ± 0.2°; C (axe x): 3.4 ± 0.1°; C (axe z): 4.3 ± 0.1°. Il sera également discuté laquelle des deux mesures correspond à l'axe optique biologique.

3. $\Delta\rho$: En enregistrant les distributions des sensibilités angulaires des ommatidies adaptés à la lumière on peut définir leurs champs visuels $\Delta\rho$. Ces distributions (approximativement des fonctions de Gauss), sont obtenues en mesurant la quantité de lumière passant par l'appareil dioptrique après en être rentrée par différentes directions. La largeur moyenne de cette distribution est de: $\Delta\rho$ = 8,8° axe longitudinal; $\Delta\rho$ = 6,8° axe transversal. Par conséquent les champs visuels d'ommatidies adjacentes s'entrecoupent.

4. $\Delta\rho$ a été également mesuré pour la région centrale de l'abeille par comparaison: $\Delta\rho$ = 2,6° axes longitudinal et transversal.

LITERATUR

AUTRUM, H. J. und I. WIEDEMANN. 1962. *Versuche über den Strahlengang im Insektenauge.* Z. Naturforsch. 17b: 480—482.

BRAITENBERG, V. 1967. *Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections.* Exp. Brain Res. 3: 271—298.

BURKHARDT, D., I. DE LA MOTTE and G. SEITZ. 1966. *Physiological optics of the compound eye of the blow fly.* Wenner-Gren Center Int. Symp. Ser. 7: 51—62.

GÖTZ, K. G. 1964. *Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila.* Kybernetik 2: 77—92.

— 1965. *Die optischen Übertragungseigenschaften der Komplexaugen von Drosophila.* Kybernetik 2: 312.

— 1968. *Flight control in Drosophila by visual perception of motion.* Kybernetik 4: 199—208.

HARTLINE, H., H. WAGNER and F. RATLIFF. 1956. *Inhibition in the eye of Limulus.* J. gen. Physiol. 39: 651—673.

IOANNIDES, A. C. and B. WALCOTT. 1971. *Graded illumination potentials from retinula cell axons in the bug Lethocerus.* Z. vergl. Physiol. 71: 315—325.

KIRSCHFELD, K. 1965. *Das anatomische und das physiologische Sehfeld der Ommatidien im Komplexauge von Musca.* Kybernetik 2: 249—257.

— und W. REICHARDT. 1964. *Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexauge von Limulus (Ommatidien-Sehfeld und räumliche Verteilung der Inhibition).* Kybernetik 2: 43—61.

KUIPER, J. W. 1962. *The optics of the compound eye.* Symp. Soc. exp. Biol. 16: 58—71.
MC CANN, G. D. and G. F. MAC GINITIE. 1965. *Optomotor response studies of insect vision.* Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 163: 369—401.
MENZEL, R. und R. WEHNER. 1970. *Augenstrukturen bei verschieden grossen Arbeiterinnen von Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera).* Z. vergl. Physiol. 68: 446—449.
STRAUSFELD, N. J. and V. BRAITENBERG. 1970. *The compound eye of the fly (Musca domestica): Connections between the cartridges of the lamina ganglionaris.* Z. vergl. Physiol. 70: 95—104.
WASHIZU, Y., D. BURKHARDT and P. STRECK. 1964. *Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of the blowfly Calliphora erythrocephala.* Z. vergl. Physiol. 48: 413—428.
WATERMAN, T. H. 1954. *Polarized light and angle of stimulus incidence in the compound eye of Limulus.* Proc. Nat. Acad. Sci. 40: 258—262.
WEHNER, R. 1969. *Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von Cataglyphis bicolor Fab. (Formicidae, Hymenoptera).* Rev. suisse Zool. 76: 371—381.
— 1970. *Die Konkurrenz von Sonnenkompass- und Horizontmarken-Orientierung bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor (Hymenoptera, Formicidae).* Verh. dtsch. Zool. Ges. 64: 238—242.
— 1971. *Visual orientation performances of desert ants, Cataglyphis bicolor, towards astromenotactic directions and horizon landmarks.* Proc. AIBS Symp. Animal Orientation and Navigation, Wallops Station, Virginia; in press.
— and P. DUELLI. 1971. *The spatial orientation of desert ants, Cataglyphis bicolor, before sunrise and after sunset.* Experientia, in press.
WIEDEMANN, I. 1965. *Versuche über den Strahlengang im Insektenauge (Appositionsauge).* Z. vergl. Physiol. 49: 526—542.

N° 39. **H. Weideli** und **P. S. Chen.** — Proteinsynthese in einem zellfreien System des Wildtypes und der Letalmutante *l(3)tr* von *Drosophila melanogaster.*[1] (Mit 2 Textabbildungen)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die genetisch-biochemischen Grundlagen der Morphogenese gewinnen diejenigen Letalmutanten eine besondere Bedeutung, deren Entwicklung in phasen-spezifischer Weise abgebrochen wird.

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Die Analyse über die Primärwirkung derartiger Mutanten kann Einblick in di Kontrollmechanismen der Differenzierungsprozesse vermitteln, und dami Aufschlüsse über die Gen-Funktion und Gen-Regulation geben.

Charakteristisch für die Mutante *„letal-translucida"* *(l(3)tr)* von *Drosophil melanogaster* sind die starke Akkumulation der Hämolymphe, Reduktion de Fettkörpers und Verzögerung der Entwicklung (HADORN, 1949). Die homozy goten Larven, die die erste sensible Phase gegen Ende der Embryonalentwicklun überstehen, verpuppen sich regelmässig. Bei der Mehrzahl dieser Individuen bleibt die weitere Entwicklung jedoch bereits im Vorpuppenstadium stehen und nur in einer geringen Anzahl wird eine partielle Adultdifferenzierung in der Kopf- und Thoraxregion verwirklicht. Die sogenannten Durchbrenne treten niemals auf.

Die bisherigen biochemischen Untersuchungen der vorliegenden Mutant ergeben charakteristische Veränderungen im Protein- und Nukleinsäurestoff wechsel (für Literaturangaben, siehe zusammenfassende Darstellungen von HADORN, 1961 und CHEN, 1966, 1967, 1971). Im Vergleich mit dem Wildtyp zeichnet sich die Hämolymphe der *l(3)tr*-Larven durch einen erhöhten Gehal an freien Aminosäuren (HADORN und MITCHELL 1951, HADORN und STUMM-ZOLLINGER, 1953; STUMM-ZOLLINGER, 1954) und eine stark verminderte Protein konzentration (WUNDERLY und GLOOR, 1953; CHEN 1956, 1959) aus. Injektion von markierten Aminosäuren bewies, dass die Proteinsynthese der *l(3)tr* Homozygoten eindeutig herabgesetzt ist (WEINMANN, 1964; BAUMANN, 1969). Andrerseits inkorporiert der Fettkörper aus den letalen Larven unter *in vitro* Bedingung gleich viel ^{14}C-Valin in die Proteine wie derjenige einer 63-stündigen —/— Larve, und die Einbau-Rate nimmt gegen Ende des Larvallebens im Gegensatz zum Wildtyp nicht ab (RÜEGG 1968). Allerdings kann dieses Ergebnis nicht direkt mit demjenigen des Injektionsversuches verglichen werden, da die Letallarven eine ungewöhnlich hohe Proteasenaktivität aufweisen. Möglicherweise werden die Proteine, die *in vivo* synthetisiert werden, sofort wieder abgebaut.

Angesichts dieser komplexen Situation sind weitere Auskünfte über den Nukleinsäurestoffwechsel für die Abklärung der Mutationswirkung notwendig. Es ist bekannt, dass die Biosynthese der Proteine eng mit der Synthese der RNS und DNS gekoppelt ist. Nach METZENBERG (1962) ist der Gehalt an ADP und AMP bei den *l(3)tr*-Homozygoten stark reduziert im Vergleich mit dem entsprechenden Stadium des Wildtyps. Es wurde aber kein Unterschied in der Total-RNS zwischen den beiden Genotypen festgestellt. Mittels cyto-chemischer Analyse fanden WELCH und DEBAULT (1968), dass die Synthese der RNS und Proteine in den *l(3)tr*-Speicheldrüsen weiter stattfindet, selbst nach einem frühzeitigen Abbruch der DNS-Synthese. Die Autoren vertreten die Ansicht, dass die primäre Wirkung des *l(3)tr*-Faktors auf einer Störung des DNS-Stoffwechsels beruht. Eine solche Schlussfolgerung scheint uns verfrüht zu sein.

da die von ihnen angewendete Methode ungeeignet ist, die wechselseitigen Beziehungen zwischen DNS und RNS einerseits und zwischen RNS und Proteinsynthese andererseits abzuklären.

Besonders aufschlussreich sind neuere Untersuchungen über das Muster und die Synthese der einzelnen RNS-Typen (WEIDELI, 1971). Larven des Wildtyps und der Mutante wurden auf sterilem Medium aufgezogen und in geeigneten Stadien mit ^{32}P-Orthophosphat pulse-markiert. Nach Phenolextraktion wurde die RNS mittels Dichtegradienten-Zentrifugation und Polyacrylamidgel- Elektrophorese analysiert. Es zeigte sich, dass der Einbau des Phosphats in die RNS im allgemeinen geringer ist bei den *l(3)tr*-Homozygoten als bei +/+-Larven des entsprechenden Entwicklungsalters. Kurz vor der Verpuppung wird die Synthese aller RNS-Typen bei den Letalen vollständig gehemmt, während die RNS-Fraktionen des Wildtyps noch eine bedeutende Markierung aufweisen. Von besonderem Interesse sind diejenigen RNS-Fraktionen, die sich nach der Gelelektrophorese in der Region zwischen 5 S und 18 S befinden. Ihre Markierung ist bereits eindeutig bei 3-tägigen +/+-Larven und erreicht ein Maximum am 4. Tag. Hingegen ist die Markierung dieser Fraktionen bei *l(3)tr*-Larven am 3. Tag am stärksten, und sinkt danach bis zur Verpuppung ständig ab. Es scheint, dass Larven des Wildtyps bedeutend länger RNS aus diesen Gelbereichen synthetisieren als die Letalen. Nach Angaben früherer Autoren und aufgrund der hohen Radioaktivität bei der Pulse-Markierung handelt es sich hier wahrscheinlich um mRNS. Die vorliegenden Befunde gaben uns Anlass, die Leistungen der einzelnen an der Proteinsynthese beteiligten Komponenten in einem zellfreien System zu prüfen.

In dieser Arbeit werden die folgenden Abkürzungen gebraucht: AMP = Adenosinmonophosphat, ADP = Adenosindiphosphat, ATP = Adenosintriphosphat, GTP = Guanosintriphosphat, PTC = Phenylthioharnstoff, DTT = Dithiothreitol, EDTA = Aethylendiamintetraessigsäure, DNS = Desoxyribonukleinsäure, m RNS = Messenger RNS, Leu = Leucin, Val = Valin, Ala = Alanin, Arg = Arginin, AspN = Asparagin, Cys = Cystin, Gly = Glycin, Glu = Glutaminsäure, GLuN = Glutamin, Met = Methionin, Tyr = Tyrosin, Phe = Phenylalanin, His = Histidin, Ileu = Isoleucin, Thr = Threonin, ProOH = Hydroxyprolin, Pro = Prolin, Try = Tryptophan, Lys = Lysin.

MATERIAL UND METHODE

Dreistündige Gelege von Drosophilalarven des Wildstammes „Sevelen" sowie *l(3)tr/l(3)tr*-Homozygoten aus der Kreuzung *l(3)tr Ubx/TM*$_1$, *Mé ri sbd*$_1$♀ × *l(3)tr Sb/In (3L) P + (3R) P18, Mé Ubx e*^{4}♂ wurden auf synthetischem Medium unter steriler Bedingung bei 25° C aufgezogen. Die Ribo-

somen und zwei Fraktionen der pH 5,3-Enzyme des gewünschten Stadiums wurden nach folgendem Verfahren gewonnen:

Medium A: 0,05 m TRIS-HCl pH 7,8, 0,025 m KCl, 0,011 m $MgCl_2$, 0,01 m NH_4Cl, 0,004 m 2—Mercaptoäthanol, 0,25 m Saccharose, 0,0001 m EDTA, abgeändert nach HOAGLAND (1955).

Medium B: 0,9 m Saccharose, 0,003 m $MgCl_2$, 0,025 m KCl, 0,0001 m EDTA, nach JENNY *et al.* (1962).

Medium C: 0,15 m TRIS-HCl pH 8,4, 0,01 m PTC.

Für die Herstellung der tRNS und mRNS wurden 4-tägige +/+-Larven bzw. 5-tägige *l(3)tr*-Larven mit Phenol extrahiert. Nach Dialyse wurde der DNS-freie RNS-Extrakt über einen Dichtegradienten (5—20% Saccharose) geschichtet und zentrifugiert. tRNS wurde aus dem niedermolekularen Bereich gesammelt, während mRNS dem Bereich 7—25 S entnommen werden konnte. Vorversuche zeigten, dass vorwiegend RNS aus diesem Bereich die Inkorporation der Aminosäuren in die Proteine stimuliert. Schliesslich wurden die optimalen Konzentrationen der einzelnen Komponenten mit Hilfe eines synthetischen Messengers (Poly-UAG, 4:2:1) festgelegt. Das von uns verwendete zellfreie System hat die folgende Zusammensetzung:

1 ml Medium A enthält: 4 mg Ribosomen, 6 mg pH- 5,3-Enzyme, 0,5 mg pH 5,3—überstehende Enzyme, 2 mM ATP, 0,25 mM GTP, 10 mM Creatinphosphat, 100 μg Creatinphosphokinase, 0,005 mM PTC, 250 μg tRNS, 2,5 mg „mRNS", 3,2 μC ^{14}C-Leu (312 mC/mM), 0,81 μC ^{14}C-Val (108 mC/mM) und 0,005 mM je Aminosäure (L-Ala, L-Arg, L-AspN, L-Cys, Gly, L-Glu, L-GluN, L-Met, L-Tyr, L-Phe, L-His, L-Ileu, DL-Thr, L-ProOH, L-Pro, L-Try, L-Lys).

Das Gemisch wurde zuerst ohne Zugabe der Enzymfraktion bei 20 °C während 10 min vorinkubiert, um die Polysomenbildung zu ermöglichen. Anschliessend wurde die Enzymfraktion zugegeben, und das vollständige System bei 37 °C während 60 min gehalten. Nach Beendigung der Inkubation wurden die Proteine mit 4 Volumen einer gesättigten $(NH_4)_2SO_4$-Lösung ausgefällt, abzentrifugiert, in Medium C aufgenommen und gegen dasselbe Medium bei 6 °C dialysiert. Die gereinigten Proben wurden mittels Polyacrylamidgel-Elektrophorese aufgetrennt. Nach densitometrischer Auswertung der Proteinkonzentration wurde die Aktivität der einzelnen Banden mit einem Flüssigkeits-Szintillationszähler ermittelt.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Die Ergebnisse für die +/+- und *l(3)tr*-Larven sind in Abbildung 1 dargestellt. Das elektrophoretische Muster zeigt, dass die für die *in vitro* Synthese

1 g Larven
2,5 ml Medium A
0,005 ml PTC
0,004 m DTT
1 % TRITON-X-100

2 min homogenisieren bei 0 °C
↓
15.000 × g (15 min)

- überstehende Lösung 1:1 verdünnt mit Medium B.
  ↓
  105.000 × g (60 min)
  - überstehende Lösung + 21/2 Vol Med. B, dann mit 1 N HAc auf pH 5,3 bringen bei 0 °C
    ↓
    6.000 × g (15 min)
    - überstehende Lösung + 4 Vol. gesätt. Ammoniumsulfatlösung
      ↓
      10.000 × g (20 min)
      ↓
      Niederschlag dialysiert gegen Med. A (120 min).
      ↓
      pH- 5,3- überstehende Enzyme
    - Sediment in 0,01 m NaAc (pH 5,3) resuspendieren
      ↓
      6.000 × g (15 min)
      ↓
      pH-5,3-Enzyme
  - Microsomensedimet in 0,5 ml 5 % Na-deoxycholat resuspendiert bei 0 °C, 10 min stehen lassen, bei —4 °C, Zugabe von 2,5 ml Med. A + 2 ml Med. B.
    ↓
    105.000 × g (60 min)
    - Ribosomen in 1 ml Med. A + 4 ml Med. B resuspendieren
      ↓
      105.000 × g (60 min)
      - Ribosomen
      - übersteh. Lösung (verworfen)
    - übersteh. Lösung (verworfen)
- Sediment (verworfen)

verwendeten Enzymproteine quantitativ verschieden zusammengesetzt sind. Im *l(3)tr*-System sind die Fraktionen 5 und 6 relativ konzentrierter als im +/—-System, während für die Fraktion 8 das umgekehrte der Fall ist. Das am Startpunkt liegengebliebene Material besteht vor allem aus Ribosomen und Polysomen. Die darin vorhandene hohe Aktivität stammt wahrscheinlich von neusynthetisierten Proteinen, die nicht von den Polysomen abgelöst wurden. Für die übrigen Fraktionen ist ein deutlicher Unterschied des Markierungsmusters zwischen den beiden zellfreien Systemen feststellbar. Im ganzen zeigt das

System des Wildtyps eine höhere Einbaurate der ^{14}C-Aminosäuren. Es werden vor allem die hochmolekularen Fraktionen 2, 5, 6, 9 und 10 markiert. Die entsprechenden Fraktionen im System der Mutante haben eine auffallend geringe Aktivität, während diejenigen in der niedermolekularen Gelregion sich als relativ stark markiert erweisen. Damit wird gezeigt, dass die zellfreien Systeme der beiden

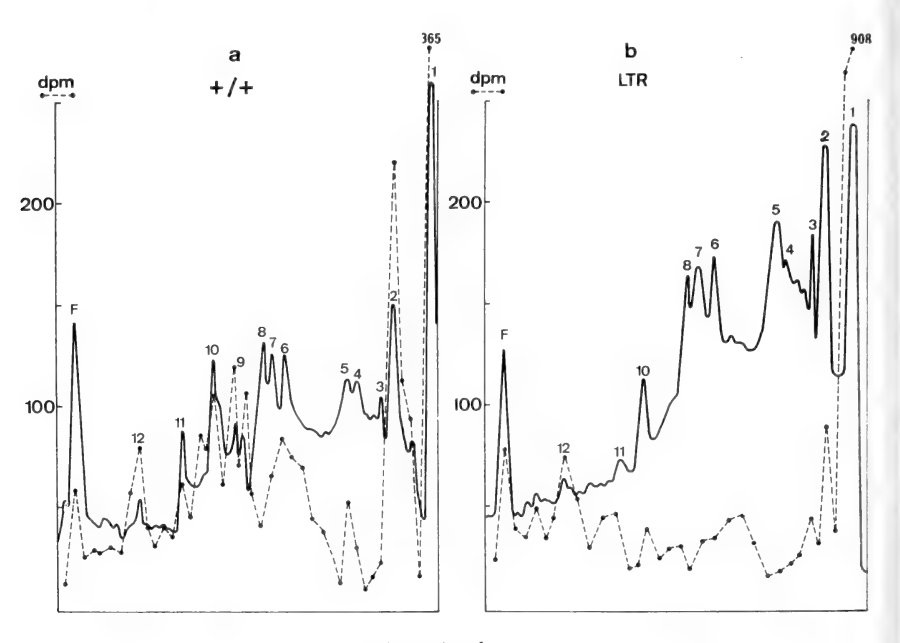


Abb. 1 a-b.

Elektrophoretische Auftrennung der ^{14}C-markierten Proteine eines zellfreien Systems des Wildtyps (a) und. der Letalmutante *l(3)tr* (b) von *Drosophila melanogaster*. Ordinate: Radioaktivität in dpm (●- - -●). Ausgezogene Linie: Densitometrische Auswertung der mit Amidoschwarz gefärbten Proteine. F = Front, 1—12 = Proteinfraktionen.

Genotypen unter der gleichen *in vitro* Bedingung unterschiedliche Proteinsynthesemuster liefern.

In einem weiteren Versuch wurden im +/+- und *l(3)tr*-System die einzelnen Komponenten des einen Genotyps durch die entsprechenden Komponenten des anderen Genotyps ersetzt. Dabei zeigte sich, dass der Austausch von tRNS, Ribosomen und beiden Enzymfraktionen keine Veränderung des Markierungsmusters ergab. Hingegen stellten wir beim Austausch der mRNS zwischen den beiden Genotypen deutliche Unterschiede in der Proteinsynthese fest. Wird ein +/+ System mit *l(3)tr*-„Messenger" inkubiert, so gleicht das Markierungsmuster der Proteine stark demjenigen des homogenen *l(3)tr*-Systems (Abb. 2 *b*). Die Gesamtmarkierung entspricht weitgehend derjenigen des *l(3)tr*-Systems. Umgekehrt ergibt die Inkubation eines *l(3)tr*-Systems mit +/+-„Messenger"

in Markierungsmuster, welches ebenso stark demjenigen des homogenen +/+-ystems gleicht (Abb. 2 *a*). Zudem bleibt die Gesamtaktivität hinter derjenigen ines reinen +/+-Systems deutlich zurück. Somit wird der Beweis erbracht, ass die mRNS allein in beiden Systemen für das Proteinsynthesemuster verant-ortlich ist.

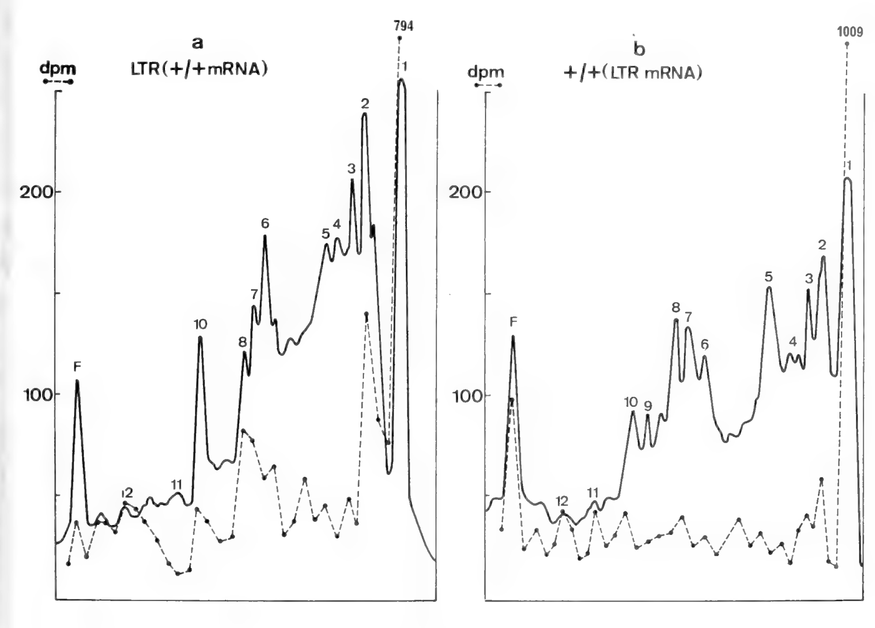


ABB. 2 a-b.

lektrophoretische Auftrennung der [14] C-markierten Proteine eines zellfreien Systems nach ustausch der mRNS. (a) mRNS vom Wildtyp, restliche Fraktionen von *l(3)tr*. (b) mRNS von *l(3)tr*, restliche Fraktionen vom Wildtyp. Für weitere Erklärung, siehe Text in Abb. 1.

Im allgemeinen ist der Einbau der Aminosäuren in die Proteine bei den von ns verwendeten zellfreien Systemen relativ gering. Dies ist wahrscheinlich auf lie Tatsache zurückzuführen, dass pH 5,3-Enzyme von *Drosophila* für die *in vitro* roteinsynthese ungeeignet sind (siehe ILAN, 1968). Da für unsere Problemstellung lle Komponenten des zellfreien Systems untersucht werden sollen, haben wir larauf verzichtet, Enzyme aus Bakterien oder Säugern zu verwenden. Ferner vurde, aus technischen Gründen, in der vorliegenden Arbeit mRNS aus 3-tägigen +/+- bzw. 4-tägigen *l(3)tr*-Larven hergestellt, während die übrigen Komponenen aus den verpuppungsreifen Larven stammten. Inwiefern eine solche Kombination der Wirklichkeit entspricht, bleibt noch abzuklären. Aus diesen Gründen nüssen die hier gewonnenen Ergebnisse mit Vorsicht interpretiert werden.

Es ist auffallend, dass zellfreie Systeme, die *l(3)tr*-„Messenger" enthalten, tets eine geringere Markierung aufweisen. Dies könnte darauf beruhen, dass die

l(3)tr-Larven weniger mRNS synthetisieren, als die Larven des Wildtyps. Allerdings, wie die Lokalisation der vorliegenden Mutante zeigt (ROSIN, 1949), haben wir keinen Grund anzunehmen, dass eine grosse „deficiency“ vorliegt. Es könnte sein, dass die letalen Larven gleich viel mRNS synthetisieren wie die Normalen, die aber weniger stabil ist und während der Präparation zerstört wird. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit besteht darin, dass die *l(3)tr*-Larven höhere Aktivitäten an Proteasen (RÜEGG, 1968) und alkalischen Phosphatasen (BORNER, unveröffentlicht) aufweisen, als die +/+-Individuen. Durch Verunreinigungen der von uns gebrauchten Enzymfraktion könnten diese nachteilig auf das *l(3)tr*-System wirken. Für eine sichere Interpretation muss die morphogenetische Bedeutung der vorliegenden mRNS zuerst abgeklärt werden. Da ihre Synthese kurz vor der Verpuppung stattfindet, könnte sie für die Metamorphose von Bedeutung sein. Jedenfalls zeigt unser Versuch, dass die mRNS der *l(3)tr*-Mutante eine verminderte Syntheseleistung aufweist als diejenige des Wildtyps.

ZUSAMMENFASSUNG

Für die Analyse der Proteinsynthese des Wildtyps und der Letalmutante *l(3)tr* von *Drosophila melanogaster* wurde ein zellfreies System ausgearbeitet, welches ausschliesslich aus Fraktionen der Larven beider Genotypen zusammengesetzt ist. Es zeigte sich, dass das *l(3)tr*-System gesamthaft eine geringere Markierung aufweist, und Aminosäuren in die Proteine niederen Molekulargewichts einbaut als das entsprechende +/+- System. Der Austausch der einzelnen Fraktionen zwischen den beiden Systemen deutet darauf hin, dass die mRNS mit Sedimentationskoeffizienten von 5—18 S allein für das unterschiedliche Proteinsynthesemuster verantwortlich ist. Die Bedeutung der vorliegenden Befunde wird im Zusammenhang mit der letal wirkenden Mutation diskutiert.

RÉSUMÉ

Pour l'analyse de la synthèse des protéines dans le type sauvage et dans la mutante léthale *l(3)tr* de *Drosophila melanogaster* un système cellulaire a été élaboré, qui consiste uniquement en fractions de larves des deux génotypes. En général, le système *l(3)tr* présentait un marquage moindre et incorporait des acides aminés dans des protéines de poids moléculaire moindre que le système +/+ correspondant. L'échange de fractions individuelles entre ces deux systèmes indique que le mRNA avec un coéfficient de sédimentation de 5-18 S est seul responsable des patterns différents des protéines. Les résultats obtenus sont discutés en connexion avec la léthalité de l'effet mutationnel.

Summary

For the analysis of protein synthesis in the wild type and in the lethal mutant *l (3) tr* of *Drosophila melanogaster* a cell-free system was worked out which consisted of only fractions from larvae of the two genotypes. In general the *l(3)tr*-system showed a lower labelling and incorporated amino acids into proteins of lower molecular weights than the corresponding +/+-system. The exchange of individual fractions between these two systems indicates that mRNA with a sedimentation coefficient of 5—18 S alone is responsible for the different protein patterns. The present results are discussed in connection with the lethality of the mutational effect.

LITERATUR

BAUMANN, P. A. 1969. *Untersuchungen zum Proteinstoffwechsel bei alternden Adultmännchen, Larven des Wildtyps und der Letal-Mutanten (ltr und lme) von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 64: 212—242.

CHEN, P. S. 1956. *Elektrophoretische Bestimmung des Proteingehaltes im Blut normaler und letaler (ltr) Larven von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 63: 216—229.

— 1959. *Trennung der Blutproteine von Drosophila- und Culex-Larven mittels Stärke-Gel-Elektrophorese.* Rev. suisse Zool. 66: 280—289.

— 1966. *Amino acid and protein metabolism in insect development.* Adv. Insect Physiol. 3: 53—132.

— 1967. *Biochemistry of nucleo-cytoplasmic interactions in morphogenesis.* In: „The Biochemistry of Animal Development" (R. WEBER, ed. Vol.2, pp. 115—191. Academic Press, New York und London.

— 1971. *Biochemical Aspects of Insect Development.* S. Karger, Basel.

HADORN, E. 1949. *Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante „ltr" von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 56: 271—280.

— 1961. *Developmental genetics and lethal factors.* Methuen, London und New York.

— und H. K. MITCHELL. 1951 *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography.* Proc. Nat. Acad. Sci. 37: 650—665.

— und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutante „letaltranslucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 60: 506—516.

HOAGLAND, M. B. 1955. *An enzymic mechanism for amino acid activation in animal tissues.* Biochim. Biophys. Acta 16: 288—289.

ILAN, J. 1968. *Amino acid incorporation and aminoacyl transfer in an insect pupal* system. J. biol. chem. 243: 5859—5866.

JENNY, E., A. HICKLIN, und F. LEUTHARDT. 1962. *In vitro Einbau radioaktiver Aminosäuren in die Proteine von Drosophila-Puppen.* Helv. Chim. Acta 45: 2014—2020.

METZENBERG, R. L. 1962. *Alteration in the level of phosphorus-containing compound in the Drosophila mutant „letal translucida"*. Z. Vererblehre 93: 366—370

[illegible], S. 1949. *Lokalisation des Faktors „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 56: 338—346.

RÜEGG, M. K. 1968. *Untersuchungen zum Proteinstoffwechsel des Wildtyps und de Letalmutante (l tr) von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 60 275—307.

STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in de Hämolymphe des Wildtyps und der Mutante „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Z. Vererblehre 86: 126—133.

WEIDELI, H. 1971. *RNS-Stoffwechsel und Proteinsynthese in einem zellfreien Systen des Wildtyps und der Letalmutante „l(3)tr" von Drosophila melanogaster.* Molec. Gen. Genetics. 112: 167-196.

WEINMANN, H. P., 1964. *Untersuchungen mit markierten Aminosäuren zum Proteinstoffwechsel normaler und letaler Genotypen von Drosophila melanogaster* Z. vergl. Physiol. 48: 429—461.

WELCH, R. M. und L. E. DEBAULT. 1968. *Quantitative microspectrophotometry an microinferometry of nucleic acids in salivary gland, proventriculus an ring gland of the lethal mutant translucida of Drosophila melanogaster* J. Roy. Micr. Soc. 88: 85—118.

N° 40. **G. Pilleri** und **M. Gihr.** — Zur Systematik der Gattung *Platanista* (Cetacea). (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Hirnanatomisches Institut der Universität Bern (Schweiz)

> « De tous les dauphins à bec, le plus extraordinaire, celu qui mériterait peut-être le plus de faire un genre à part c'est le *dauphin du Gange*, ... c'est probablement le *platanista* de Pline.»
> (CUVIER, *Ossements fossiles*, 2e éd. v. p. 279, 1823).

Der Gangesdelphin findet eine erste Erwähnung in der *Naturalis Historia* von PLINIUS MAIOR („In Gange Indiae platanistas vocant, rostro delphini et cauda magnitudine autem XV cubitorum ..."). 1554 wird das Tier von RONDELET in seinem berühmten Werke *De Piscibus* erwähnt. LINNAEUS (1758) hingegen führt diese Art nicht an.

Die Artbeschreibung verdanken wir William ROXBURGH im Jahre 1801. Die allgemeine Annahme der modernen systematischen Literatur, dass LEBECK, 1801 diese Delphinart als erster beschrieben hätte, hat sich als irrig erwiesen (PILLERI, 1971).

Im Jahre 1859 beschreibt BLYTH an Hand eines einzelnen Schädels mit fehlenden Maxillarkämmen eine zweite Art, die er der Herkunft entsprechend *Platanista indi* nennt. Wir lassen die Originalbeschreibung folgen: „The skull of a 'Susu, from the Indus, presented by the late Sir Alexander BURNES, is a conspicuously distinct species, which I designate *Pl. indi*, nobis, n.s. Maxillary crests wanting in the specimen. Larger and much more robust than *Pl. gangetica*, with the same number of teeth which are more than twice as stout as in the other, being much ground down by attrition in the specimen. Length of skull $20\frac{1}{2}$ in.; greatest width at *zygomata* $9\frac{1}{2}$ in.; depth of the two jaws, with teeth *in situbus*, measured in the middle of their length, $3\frac{1}{2}$ in.;—in *Pl. gangetica* barely $1\frac{3}{4}$ in. Length of *symphisis* of lower jaw 11 in. Depth of zygomatic arch $2\frac{3}{8}$ in.

A coloured figure of probably the identical individual that furnished the skull above described occurs among the BURNES' drawings. The *rostrum* is represented as short in proportion to the length of the animal, and the neck to be more contracted than in the Gangetic species, which may be an error of the draughtsman. Colour also much paler, the lower parts dull albescent, abruptly defined in a line from the gape to the tail-flukes. The specimen is evidently female; whence the male should have a longer rostrum. The dimensions assigned are "7 ft. long by 1 ft. 3 in. deep„. Rudimentary dorsal fin as in the Gangetic species." Der Typus von ROXBURGH ist nicht mehr auffindbar, hingegen war der Typus der *indi* nach dem Katalog von SCLATER (1891, p. 316) im Indian Museum, Calcutta, aufbewahrt. Während des zweiten Weltkrieges wurden die Sammlungen des Indian Museum nach Benares übersiedelt, wo sie eine Überschwemmung erlitten haben (siehe PILLERI, 1970). Abgesehen davon, ist es im Moment nicht leicht, Specimens aus dem Indian Museum zum Studium zu bekommen, wie einer von uns bei seinem Besuch in Calcutta erlebt hat.

Während JERDON die *Platanista indi* noch 1874 als zweite Art aufführte, hat sie J. ANDERSON (1878) wegen Inkonstanz der von BLYTH verwendeten taxonomischen Merkmale in Synonymie mit *gangetica* gebracht.

Von G. PILLERI's eigener Sammlung (Tab. 1) stammen 6 Tiere aus Westpakistan und 6 aus Assam (Brahmaputra). Durch diese geographisch günstig ausgesuchten Serien war es nun möglich, die systematische Gültigkeit der *P. indi* zu bestätigen.

Das ganze Material (biometrisches, splanchnologisches, osteologisches, parasitologisches, haematologisches usw.) soll in späteren Arbeiten in extenso elaboriert werden. In der folgenden Note möchten wir die Aufmerksamkeit auf ein konstantes osteologisches Merkmal lenken, das auch dem Nichtfachmann ermöglicht, am mazerierten Schädel beide Arten voneinander zu unterscheiden. Dieses Merkmal ist weder von BLYTH noch von ANDERSON in Erwägung gezogen worden. Gleichzeitig gehen wir auch auf den Sexualdimorphismus im Bau des Schädels beider Arten ein.

Ergebnisse

Ein eigenartiges und für *Platanista* besonderes Merkmal ist die Crista nasalis. Sie wird am rostro-dorsalen Rande des Neurocranium von beiden Frontalia gebildet und ist je nach Art verschieden hoch (Tab. 1, Abb. 1 und 2). Bei *Platanista gangetica* ragt sie als ein deutlich sichtbarer Kamm von durchschnittlich 10,5 mm (bei Adulttieren) über die Frontalia hinaus (Abb. 2 a), während sie bei *Platanista indi* wesentlich niedriger ist und vertikal nur eine Höhe von etwa 1—4 mm erreicht (Tab. 2, Abb. 2 b).

Die Crista nasalis weicht von der Basis aus schräg nach links ab, sodass ihre Spitze nicht mit der Mittellinie des Neurocranium zusammenfällt. Bezogen auf die Länge des Neurocranium beträgt die Abweichung der nasalen Crista von der Mittellinie bei *Platanista indi* (adult) 5,9 %, bzw. (subadult) 7,2 % bei *Platanista gangetica* 7,9 % (adult)—11,6 % (subadult, Tab. 2).

Neben der differenten Ausbildung der nasalen Crista besteht zwischen den Indus- und Assamtieren noch ein weiterer Unterschied im Bau der maxillaren Crista. Diese eigentümlichen Knochenplatten, die sich wie ein Gewölbe über die Frontalia erheben, finden sich nur bei diesen beiden Arten der Platanistidae (Abb. 1 und 2). Zwischen *Platanista indi* und *P. gangetica* ergeben sich sowohl rechts als auch links Unterschiede in der Höhe der maxillaren Crista. Bei adulten Industieren misst der caudale Rand rechts 92 mm, links 70 mm, bei subadulten Tieren durchschnittlich rechts 53,8 mm, links 43,6 mm; bezogen auf die Länge des Neurocranium entspricht das 49,7 % bzw. 44,3 % rechts, 37,8 % resp. 35,9 % links (Tab. 2). Bei den Assamtieren hingegen ist der caudale Rand der maxillaren Crista länger. Er erreicht rechts durchschnittlich 107 mm, links 84,6 mm (= 59,6 % resp. 47 % der Länge des Neurocranium) bei Adulttieren. Vermutlich dürften die Verhältnisse bei subadulten Tieren ähnlich liegen (60,4 % rechts, bei einem Exemplar).

In der Ausbildung des Rostrum besteht ein ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus, wie dies deutlich an den Schädeln des Brahmaputra-Materials zu erkennen ist (Tab.1). Das Rostrum der weiblichen Tiere misst durchschnittlich 491,5 mm (= 271 % der Länge des Neurocranium) und ist etwa um das 1,5-fache länger als das der Männchen (mit durchschnittlich 318 mm, bzw. 181 %, Tab. 2). Vermutlich besteht auch bei adulten Exemplaren von *Platanista indi* dieser Sexualdimorphismus.

Die Schädel von *Platanista gangetica* und *P. indi* weichen in ihren übrigen Proportionen nicht wesentlich voneinander ab (Tab. 1).

Die Zahl der Zähne, die bei Jungtieren (vgl. vor allem das Indus-Material) zwischen 31-37 schwankt, verringert sich im Adultzustand auf etwa 28-32 (Tab. 1).

TABELLE 1

Schädelmasse von Platanista indi *und* P. gangetica

	G. Pilleri											
t	-		Insel von Tappu (Indus)									
des Fanges	9.11.69		12.11.69		13.11.69		14.11.69		16.11.69		Nov. 69	
rt	Hirnanatomisches Institut Bern (Schweiz)											
r. (Museum)	—		—		—		—		—		—	
r. und Geschlecht	T 452 ♂		T 453 ♀		T 454 ♂		T 455 ♂		T 456 ♀		T 458	
	subadult		subadult		subadult		subadult		subadult		adult	
lmasse, absolute und in Prozent der Länge des rocranium:	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%
samtlänge des Schädels von der Spitze des Rostrum zur hintersten Ausdehnung des Neurocranium	—	—	320	266	324	255	310	258	310	258	570	308
ihe des Schädels vom Vertex bis zum ventroeralen Processus des Occipitale	87	72.5	87	72.5	94	74	84	70	87	72.5	145	78.3
aximale Breite des Schädels zwischen rechtem und kem Processus des Squamosum	135	112	145	120.8	143	112	136	113	132	110	200	108
einste interorbitale Breite	105	87.5	102	85	97	76.3	96	80	90	75	140	75.6
nge von der hintersten Ausdehnung des Neuronium zur Verbindungslinie zwischen den antoralen Einbuchtungen	*120*	*100*	*120*	*100*	*127*	*100*	*120*	*100*	*120*	*100*	*185*	*100*
nge des Rostrum von der Verbindungslinie zwischen n antorbitalen Einbuchtungen bis zur Spitze des ostrum	—	—	200	166	197	155	190	158.3	190	158.3	385	208
eite des Rostrum an der Basis	28	23.3	27	22.5	26	20.4	24	20	25	20.8	37	20
eite des Rostrum auf mittlerer Länge	12	10	13	10.8	13	10.2	12	10	13	10.8	16	8.6
eite des Rostrum auf der Höhe des drittvordersten hnes	—	—	13	10.8	13	10.2	11	9.2	13	10.8	14	7.6
aximale Breite der Praemaxillaria am rostralen and der Nares	33	27.5	33	27.5	36	28.3	31	25.8	32	26.7	43	23.2
eite der Praemaxillaria auf mittlerer Länge	6	5	8	6.7	8	6.3	6	5	7	5.8	9	4.8
rösste Breite des Foramen magnum	24	20	21	17.5	26	20.4	22	18.3	23	19.2	—	—
rösste Höhe des Foramen magnum	24	20	23	19.2	23	18.1	21	17.5	24	20	—	—
rösste Breite zwischen den Condyli occipitales ussere Begrenzung)	48	40	46	38.3	52	40.9	46	38.3	49	40.8	—	—
rösste Breite des linken Condylus	13	10.8	15	12.5	14	11	13	10.8	13	10.8	—	—
rösste Breite des rechten Condylus	13	10.8	14	11.7	14	11	14	11.7	13	10.8	—	—
rösste Länge des linken Condylus	24	20	25	20.8	26	20.5	25	20.8	25	20.8	—	—
rösste Länge des rechten Condylus	24	20	25	20.8	25	19.7	24	20	25	20.8	—	—
inge des Unterkiefers (gerade Strecke)	—	—	270	225	273	214.9	257	214.1	262	218.3	510	276
ostand vom Apex des Processus coronoideus zum pex des Angulus, rechts	47	39.2	52	43.3	50	39.4	49	40.8	47	39.2	88	47.6
bstand vom Apex des Processus coronoideus zum pex des Angulus, links	46	38.3	51	42.5	50	39.4	48	40	47	39.2	84	45.4
öhe des Unterkiefers zu Beginn der Symphyse	11	9.2	11	9.2	11	8.6	11	9.2	11	9.2	22	11.9
inge der Symphyse	—	—	182	152	178	140.1	168	140	174	145	360	194.5
inge der Zahnleiste des Unterkiefers	—	—	182	152	178	140.1	168	140	168	145	354	191.3
inge der Zahnleiste des Oberkiefers	—	—	187	156	183	144	178	148.3	178	148.3	380	205.4
inge der maxillaren Crista (basal) rechts	84	70	102	85	104	81.8	101	84.2	100	83.3	156	84.3
inge der maxillaren Crista (basal) links	75	62.5	86	71.6	85	66.9	82	68.3	79	65.8	138	74.5
aximale Breite der maxillaren Crista (rostral) rechts	58	48.3	65	54.2	63	49.6	60	50	54	45	101	54.5
aximale Breite der maxillaren Crista (rostral) links	58	48.3	59	49.2	61	48	58	48.3	55	45.8	96	51.8
aximale Breite der maxillaren Crista (caudal) rechts	55	45.8	58	48.3	57	44.8	45	37.5	54	45	92	49.7
aximale Breite der maxillaren Crista (caudal) links	41	34.2	40	33.3	44	34.6	47	39.2	46	38.3	70	37.8
inge des Frontale rechts	100	83.3	108	90	106	83.5	104	86.6	104	86.6	160	86.4
inge des Frontale links	104	86.6	108	90	112	88.2	106	88.3	107	89.2	163	88.1
öhe der nasalen Crista (vertikal)	2	1.7	4	3.3	4	3.3	1	0.8	3	2.5	3	1.6
bweichung der nasalen Crista von der Mittellinie s Neurocranium nach links	10	8.3	8	6.7	8	6.3	8	6.6	10	8.3	11	5.9
aximale Breite des Processus des Squamosum rechts	30	25	33	27.5	34	26.8	32	26.7	31	25.8	51	27.5
aximale Breite des Processus des Squamosum links	31	25.8	33	27.5	34	26.8	32	26.7	30	25	51	27.5
aximale Länge des Processus des Squamosum rechts	65	54.2	67	55.8	70	55.1	65	54.2	67	55.8	113	61
aximale Länge des Processus des Squamosum links	65	54.2	69	57.5	70	55.1	66	55	67	55.8	114	61.6
bere Grenze des Foramen magnum bis zur Spitze s Supraoccipitale (Mittellinie)	61	50.8	62	51.6	63	49.6	60	50	60	50	—	—
ähne des Oberkiefers rechts	—		36		32		33		35		31	
ähne des Oberkiefers links	—		37		33		33		35		30	
ähne des Unterkiefers rechts	—		33		32		35		31		30	
ähne des Unterkiefers links	—		34		34		35		33		32	

TABELLE 1 (Fortsetzung)

Autor	*Sir W. Merre-wether K.C.S.J.*		*Gigson Rowe*		*R. A. Fayrer*		—		*J. Ander-son* Hughli River Calcutta near		*W*
Fangort	Indus		Ganges		Calcutta		Ganges		Botanical Gardens		C
Datum des Fanges	1874		1843		1884		—		25.12.1865		
Standort	Brit. Mus. (Nat. Hist.)		Brit. Mus.		Brit. Mus.		Brit. Mus.		Brit. Mus. (Nat. Hist.)		Br 18 (A
Reg.-Nr. (Museum)	1646 A		344 B		344 D		344 A		344 C		
Tier-Nr. und Geschlecht	—		—		—		—		—		Rc
Alter	subadult		adult		adult		adult		adult		
Schädelmasse, absolute und in Prozent der Länge des Neurocranium:	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mn
1. Gesamtlänge des Schädels von der Spitze des Rostrum bis zur hintersten Ausdehnung des Neurocranium	290	243.6	592	270.3	424	277.1	486	280.9	421	266.5	—
2. Höhe des Schädels vom Vertex bis zum ventrolateralen Processus des Occipitale	89	74.8	180	82.2	113	73.8	124	71.7	112	70.9	—
3. Maximale Breite des Schädels zwischen rechtem und linkem Processus des Squamosum	135	113.4	262	119.6	177	115.7	189	109.2	172	108.9	—
4. Kleinste interorbitale Breite	96	80.7	176	80.4	123	80.4	134	77.5	124	78.5	—
5. Länge von der hintersten Ausdehnung des Neurocranium zur Verbindungslinie zwischen den antorbitalen Einbuchtungen	*119*	*100*	*219*	*100*	*153*	*100*	*173*	*100*	*158*	*100*	—
6. Länge des Rostrum von der Verbindungslinie zwischen den antorbitalen Einbuchtungen bis zur Spitze des Rostrum	171	143.6	373	170.3	271	177.1	313	180.9	263	166.5	—
7. Breite des Rostrum an der Basis	23	19.3	48	21.9	26	17	28	16.2	28	17.7	—
8. Breite des Rostrum auf mittlerer Länge	13	10.9	30	13.7	16	10.5	14	8.1	14	8.9	2
9. Breite des Rostrum auf der Höhe des drittvordersten Zahnes	11	9.2	20	9.1	13	8.5	13	7.5	12	7.6	1
10. Maximale Breite der Praemaxillaria am rostralen Rand der Nares	29	24.3	52	23.7	34	22.2	41	23.7	37	23.4	—
11. Breite der Praemaxillaria auf mittlerer Länge	5	4.2	10	4.6	7	4.6	7	4	7	4.4	—
12. Grösste Breite des Foramen magnum	26	21.8	28	12.8	26	17	23	13.3	26	16.5	—
13. Grösste Höhe des Foramen magnum	—	—	25	11.4	25	16.3	21	12.1	22	13.9	—
14. Grösste Breite zwischen den Condyli occipitales (äussere Begrenzung)	51	42.8	76	34.7	53	34.6	56	32.4	54	34.2	—
15. Grösste Breite des linken Condylus	—	—	24	11	17	11.1	18	10.4	15	9.5	—
16. Grösste Breite des rechten Condylus	15	12.6	29	13.2	16	10.5	18	10.4	16	10.1	—
17. Grösste Länge des linken Condylus	24	20.2	39	17.8	30	19.6	31	17.9	28	17.7	—
18. Grösste Länge des rechten Condylus	24	20.2	45	20.5	30	19.6	30	17.3	30	19	—
19. Länge des Unterkiefers (gerade Strecke)	246	206.7	552	252.1	364	237.9	416	240.5	351	222.2	—
20. Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, rechts	46	38.6	—	—	64	41.8	68	39.3	64	40.5	—
21. Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, links	47	39.4	—	—	—	—	68	39.3	64	40.5	—
22. Höhe des Unterkiefers zu Beginn der Symphyse	17	14.3	28	12.8	18	11.8	18	10.4	17	10.8	37
23. Länge der Symphyse	152	127.7	346	158	239	156.2	287	165.9	235	148.7	59
24. Länge der Zahnleiste des Unterkiefers	152	127.7	353	161.2	236	154.2	287	165.9	235	148.7	50
25. Länge der Zahnleiste des Oberkiefers	160	134.4	364	166.2	255	166.7	297	171.7	247	156.3	50
26. Länge der maxillaren Crista (basal) rechts	92	77.3	190	86.8	132	86.3	145	83.8	129	81.6	—
27. Länge der maxillaren Crista (basal) links	—	—	150	68.5	116	75.8	125	72.3	116	73.4	—
28. Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) rechts	—	—	160	73.1	81	52.9	92	53.2	82	51.9	—
29. Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) links	—	—	112	51.1	75	49	92	53.2	82	51.9	—
30. Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) rechts	62	52.1	128	58.4	92	60.1	94	54.3	84	53	—
31. Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) links	—	—	92	42	68	44.4	79	45.7	69	43.7	—
32. Länge des Frontale rechts	99	83.2	202	92.2	136	88.8	142	82.1	130	82.3	—
33. Länge des Frontale links	101	84.8	201	91.8	135	88.2	146	84.4	130	82.3	—
34. Höhe der nasalen Crista (vertikal)	1	0.8	10	4.5	7	4.6	10	5.8	8	5.1	—
35. Abweichung der nasalen Crista von der Mittellinie des Neurocranium nach links	9	7.6	16	7.3	11	7.2	12	6.9	11	7	—
36. Maximale Breite des Processus des Squamosum rechts	29	24.4	56	25.6	41	26.8	45	26	43	27.2	—
Maximale Breite des Processus des Squamosum links	29	24.4	54	24.7	40	26.1	45	26	44	27.8	—
37. Maximale Länge des Processus des Squamosum rechts	69	58	143	65.3	98	64	101	58.4	91	57.6	—
Maximale Länge des Processus des Squamosum links	69	58	148	67.6	98	64	101	58.4	92	58.2	—
38. Obere Grenze des Foramen magnum bis zur Spitze des Supraoccipitale (Mittellinie)	—	—	108	49.3	71	46.4	83	48	75	47.5	—
Zähne des Oberkiefers rechts	—		—		28		27		29		
Zähne des Oberkiefers links	—		—		28		26		30		
Zähne des Unterkiefers rechts	—		—		29		26		29		
Zähne des Unterkiefers links	—		—		27		28		28		

LLE 1 (Fortsetzung)

	J. Anderson	*J. Anderson*	*G. Logan*	*J. P. Griffiths*	*J. Wood Mason*	*Reinhardt*
rt	Calcutta(?) 1878	Calcutta(?) —	Cawnpore 1880	Calcutta 1873	Calcutta(?) 7.1.1876	Calcutta 3.12.1845
ı des Fanges ort	Royal Scott. Mus., Edinburgh	Royal Scott. Mus., Edinburgh	Royal Scott. Mus., Edinburgh	Oxford Univ. Mus., Oxford	Oxford Univ. Mus., Oxford	Zool. Mus., Copenhagen CN 1
Nr. (Museum)	C.Pl.g.1	C.Pl.g.2	—	1661 or 1661 *a*	—	(Expl. von *Eschricht*)
ır. und Geschlecht	♂	♀	—	—	—	—
	adult	adult	—	subadult	subadult	adult

lelmasse, absolute und in Prozent der Länge des ırocranium:	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%
iesamtlänge des Schädels von der Spitze des Rostrum is zur hintersten Ausdehnung des Neurocranium	506	263.5	645	339.5	470	295.6	360	264.7	321	258.9	485	293.9
löhe des Schädels vom Vertex bis zum ventroıteralen Processus des Occipitale	156	81.3	150	78.9	118	74.2	95	69.8	97	78.2	133	80.6
laximale Breite des Schädels zwischen rechtem und nkem Processus des Squamosum	220	114.6	223	117.4	168	105.7	143	105.1	—	—	190	115.2
leinste interorbitale Breite	157	81.8	150	78.9	—	—	110	80.9	103	83.1	137	83
änge von der hintersten Ausdehnung des Neuroranium zur Verbindungslinie zwischen den antoritalen Einbuchtungen	*192*	*100*	*190*	*100*	*159*	*100*	*136*	*100*	*124*	*100*	*165*	*100*
änge des Rostrum von der Verbindungslinie zwischen en antorbitalen Einbuchtungen bis zur Spitze des ostrum	314	163.5	455	239.5	311	195.6	224	164.7	197	158.9	320	193.9
reite des Rostrum an der Basis	37	19.3	30	15.8	—	—	24	17.6	25	20.2	29	17.6
reite des Rostrum auf mittlerer Länge	21	10.9	15	7.9	—	—	12	8.8	11	8.9	17	10.3
reite des Rostrum auf der Höhe des drittvordersten ahnes	19	9.9	15	7.9	—	—	—	—	13	10.5	16	9.7
laximale Breite der Praemaxillaria am rostralen and der Nares	47	24.5	44	23.2	—	—	33	24.3	32	25.8	39	23.6
reite der Praemaxillaria auf mittlerer Länge	9	4.7	9	4.7	—	—	5	3.7	6	4.8	9	5.5
rösste Breite des Foramen magnum	20	10.4	25	13.1	24	15.1	24	17.6	27	21.8	24	14.5
rösste Höhe des Foramen magnum	22	11.5	21	11.1	24	15.1	21	15.4	23	18.5	25	15.2
rösste Breite zwischen den Condyli occipitales äussere Begrenzung)	63	32.8	67	35.3	58	36.5	51	37.5	50	40.3	59	35.8
rösste Breite des linken Condylus	21	10.9	23	12.1	19	11.9	14	10.3	12	9.7	18	10.9
rösste Breite des rechten Condylus	22	11.5	21	11.1	19	11.9	14	10.3	12	9.7	17	10.3
rösste Länge des linken Condylus	36	18.8	33	17.4	30	18.9	—	—	26	21	34	20.6
rösste Länge des rechten Condylus	35	18.2	34	17.9	30	18.9	23	16.9	26	21	34	20.6
änge des Unterkiefers (gerade Strecke)	440	229.2	575	302.6	412	259.1	298	219.1	263	212.1	422	255.8
Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, rechts	85	44.3	80	42.1	—	—	—	—	50	40.3	66	40
Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, links	82	42.7	77	40.5	—	—	—	—	48	38.7	65	39.4
Höhe des Unterkiefers zu Beginn der Symphyse	23	12	22	11.6	—	—	11	8	10	8.1	17	10.3
Länge der Symphyse	274	142.7	414	217.9	290	182.4	204	150	172	138.7	288	174.5
Länge der Zahnleiste des Unterkiefers	279	145.3	414	217.9	—	—	200	147.1	172	138.7	288	174.5
Länge der Zahnleiste des Oberkiefers	297	154.7	445	234.2	—	—	216	158.8	180	145.2	308	186.7
Länge der maxillaren Crista (basal) rechts	159	82.8	154	81.1	129	81.1	95	69.8	98	79	145	87.9
Länge der maxillaren Crista (basal) links	143	74.5	135	71.1	111	69.8	78	57.3	86	69.3	128	77.6
Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) rechts	101	52.6	102	53.7	—	—	57	41.9	66	53.2	92	55.8
Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) links	103	53.6	92	48.4	—	—	57	41.9	62	50	91	55.2
Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) rechts	109	56.8	106	55.8	83	52.2	69	50.7	66	53.2	97	58.8
Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) links	81	42.2	89	46.8	82	51.6	47	34.6	54	43.5	78	47.3
Länge des Frontale rechts	169	88	165	86.8	134	84.3	108	79.4	102	82.3	147	89.1
Länge des Frontale links	166	86.5	161	84.7	131	82.4	110	80.9	105	84.7	148	89.7
Höhe der nasalen Crista (vertikal)	13	6.8	11	5.8	9	5.7	7	5.1	8	6.5	6	3.6
Abweichung der nasalen Crista von der Mittellinie des Neurocranium nach links	17	8.9	12	6.3	12	7.5	8	5.9	12	9.7	13	7.9
Maximale Breite des Processus des Squamosum rechts	53	27.6	50	26.3	—	—	35	25.7	32	25.8	49	29.7
Maximale Breite des Processus des Squamosum links	54	28.1	49	25.8	—	—	34	25	—	—	49	29.7
Maximale Länge des Processus des Squamosum rechts	122	63.5	124	65.3	100	62.9	75	55.1	70	56.5	100	60.6
Maximale Länge des Processus des Squamosum links	125	65.1	127	66.8	100	62.9	76	55.9	—	—	102	61.8
Obere Grenze des Foramen magnum bis zur Spitze des Supraoccipitale (Mittellinie)	92	47.9	101	53.2	76	47.8	69	50.7	71	57.3	90	54.5
Zähne des Oberkiefers rechts	28		32		—		28		—		29	
Zähne des Oberkiefers links	29		29		—		28		—		28	
Zähne des Unterkiefers rechts	29		30		—		29		—		29	
Zähne des Unterkiefers links	29		30		—		29		—		29	

TABELLE 1 (Fortsetzung)

Autor	*Mundt*		*G. Pilleri*									
Fangort	Serampore		Gela Bil River (Brahmaputra)									
Datum des Fanges	—		5.12.69		5.12.69		6.12.69		6.12.69		7[illegible]	
Standort	Zool. Mus., Copenhagen		Hirnanatomisches Institut, Bern (Schwei[illegible]									
Reg.-Nr. (Museum)	CN 2		—		—		—		—			
Tier-Nr. und Geschlecht	—		459 ♀		T 460 ♂		T 461 ♀		T 462 ♂		T [illegible]	
Alter	adult		adult		adult		adult		adult		a[illegible]	
Schädelmasse, absolute und in Prozent der Länge des Neurocranium:	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	[illegible]
1. Gesamtlänge des Schädels von der Spitze des Rostrum bis zur hintersten Ausdehnung des Neurocranium	433	298.6	670	380	496	285	672	373.3	492	276.4	730	[illegible]
2. Höhe des Schädels vom Vertex bis zum ventrolateralen Processus des Occipitale	113	77.9	140	79.5	141	81	137	76.1	138	76.7	155	[illegible]
3. Maximale Breite des Schädels zwischen rechtem und linkem Processus des Squamosum	176	121.4	202	114.7	196	112.6	188	104.4	198	111.2	210	[illegible]
4. Kleinste interorbitale Breite	129	89	144	81.8	142	81.6	128	71.1	—	—	137	[illegible]
5. Länge von der hintersten Ausdehnung des Neurocranium zur Verbindungslinie zwischen den antorbitalen Einbuchtungen	*145*	*100*	*176*	*100*	*174*	*100*	*180*	*100*	*178*	*100*	*190*	[illegible]
6. Länge des Rostrum von der Verbindungslinie zwischen den antorbitalen Einbuchtungen bis zur Spitze des Rostrum	288	198.6	494	280.6	322	185	492	273.3	314	176.4	540	[illegible]
7. Breite des Rostrum an der Basis	25	17.2	34	19.3	35	20.1	41	22.7	41	23	43	[illegible]
8. Breite des Rostrum auf mittlerer Länge	14	9.7	—	—	21	12.1	16	8.9	18	10.1	18	[illegible]
9. Breite des Rostrum auf der Höhe des drittvordersten Zahnes	—	—	15	8.5	—	—	12	6.7	12	6.7	15	[illegible]
10. Maximale Breite der Praemaxillaria am rostralen Rand der Nares	39	26.9	41	23.3	42	24.1	45	25	43	24.2	43	[illegible]
11. Breite der Praemaxillaria auf mittlerer Länge	7	4.8	7	3.9	8	4.6	8	4.4	9	5.1	8	[illegible]
12. Grösste Breite des Foramen magnum	23	15.9	—	—	25	14.4	23	12.8	26	14.6	24	[illegible]
13. Grösste Höhe des Foramen magnum	26	17.9	—	—	23	13.2	23	12.8	23	12.9	24	[illegible]
14. Grösste Breite zwischen den Condyli occipitales (äussere Begrenzung)	52	35.9	—	—	59	33.9	59	32.8	62	34.8	62	[illegible]
15. Grösste Breite des linken Condylus	15	10.3	—	—	19	10.9	21	11.7	18	10.1	25	[illegible]
16. Grösste Breite des rechten Condylus	15	10.3	—	—	18	10.3	19	10.6	19	10.7	23	[illegible]
17. Grösste Länge des linken Condylus	29	20	—	—	32	18.4	34	18.9	30	16.8	36	[illegible]
18. Grösste Länge des rechten Condylus	29	20	—	—	31	17.8	33	18.3	31	17.4	37	[illegible]
19. Länge des Unterkiefers (gerade Strecke)	368	253.8	597	339.2	438	251.7	605	336.1	435	244.3	675	[illegible]
20. Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, rechts	60	41.4	91	51.7	82	47.1	77	42.8	80	44.9	92	[illegible]
21. Abstand vom Apex des Processus coronoideus zum Apex des Angulus, links	58	40	90	51.1	80	45.9	—	—	83	46.6	90	[illegible]
22. Höhe des Unterkiefers zu Beginn der Symphyse	16	11	21	11.9	20	11.5	18	10	20	11.2	23	[illegible]
23. Länge der Symphyse	256	176.6	445	252.8	291	167.2	473	262.8	291	163.5	510	[illegible]
24. Länge der Zahnleiste des Unterkiefers	252	173.8	438	248.8	286	164.4	465	258.3	288	161.7	500	[illegible]
25. Länge der Zahnleiste des Oberkiefers	271	186.9	462	262.5	—	—	482	267.8	305	171.3	516	[illegible]
26. Länge der maxillaren Crista (basal) rechts	115	79.3	147	83.5	139	79.9	148	82.2	148	83.1	153	[illegible]
27. Länge der maxillaren Crista (basal) links	110	75.9	128	72.7	117	67.2	120	66.7	—	—	135	[illegible]
28. Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) rechts	80	55.2	92	52.3	91	52.3	90	50	—	—	105	[illegible]
29. Maximale Breite der maxillaren Crista (rostral) links	74	51	90	51.1	88	50.5	86	47.8	—	—	100	[illegible]
30. Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) rechts	85	58.6	106	60.2	100	57.5	109	60.6	110	61.8	110	[illegible]
31. Maximale Breite der maxillaren Crista (caudal) links	73	50.3	77	43.7	74	42.5	82	45.6	—	—	100	[illegible]
32. Länge des Frontale rechts	135	93.1	150	85.2	149	85.6	150	83.3	161	90.4	162	[illegible]
33. Länge des Frontale links	138	95.2	151	85.8	150	86.2	48	82.2	—	—	173	[illegible]
34. Höhe der nasalen Crista (vertikal)	7	4.8	9	5.1	13	7.5	7	3.9	14	7.9	9	[illegible]
35. Abweichung der nasalen Crista von der Mittellinie des Neurocranium nach links	16	11	15	8.5	11	6.3	10	5.6	17	9.6	16	[illegible]
36. Maximale Breite des Processus des Squamosum rechts	41	28.3	48	27.3	45	25.9	45	25	48	26.9	53	[illegible]
Maximale Breite des Processus des Squamosum links	40	27.6	48	27.3	45	25.9	44	24.4	48	26.9	52	[illegible]
37. Maximale Länge des Processus des Squamosum rechts	91	62.8	116	65.9	107	61.5	105	58.3	116	65.2	122	[illegible]
Maximale Länge des Processus des Squamosum links	91	62.8	116	65.9	108	62.1	105	60.6	120	67.4	124	[illegible]
38. Obere Grenze des Foramen magnum bis zur Spitze des Supraoccipitale (Mittellinie)	73	50.3	—	—	87	50	95	52.8	89	50	98	[illegible]
Zähne des Oberkiefers rechts	24(?)		31		—		28		26		[illegible]	
Zähne des Oberkiefers links	26(?)		30		—		30		27		[illegible]	
Zähne des Unterkiefers rechts	25(?)		30		28		31		29		[illegible]	
Zähne des Unterkiefers links	24(?)		32		28		31		29		[illegible]	

.LE 1 (Fortsetzung)

	G. Pilleri Gela Bil River (Brahmaputra)				*J. P. Griffiths* —		*R. Lydekker*		*Sir J. Fayrer* Indien,		*Sir J. Fayrer*	
							genauer		Fundort		unbekannt	
t	7.12.69		Dez. 69		1873		1877 recep. 26.3.1878		1881		Rep. 9 5.1882 and 15.5.1883	
des Fanges	Hirnanatomisches Institut, Bern (Schweiz)				Oxford Univ. Mus., Oxford		Zool. Mus., Cambridge		Zool. Mus., Cambridge		Zool. Mus., Cambridge	
rt												
r. (Museum)	—		—		6197 Osteol. Cat. No. 1661 b		C.64.B		C.62.A		C.63.A	
-. und Geschlecht	T 464 ♀ adult		T 465 subadult		— adult		— subadult		—		— adult	
lmasse, absolute und in Prozent der Länge des ·ocranium:	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%
samtlänge des Schädels von der Spitze des Rostrum zur hintersten Ausdehnung des Neurocranium . .	620	344.4	—	—	428	272.6	340	259.5	370	289.1	512	273.8
he des Schädels vom Vertex bis zum ventro- ɛralen Processus des Occipitale	137	76.1	120	77.9	119	75.8	95	72.5	95	74.2	146	78.1
ximale Breite des Schädels zwischen rechtem und kem Processus des Squamosum	205	113.9	—	—	175	111.5	147	112.2	145	113.3	195	104.3
einste interorbitale Breite	140	77.8	—	—	119	75.8	108	82.4	103	80.5	127	67.9
nge von der hintersten Ausdehnung des Neuro- nium zur Verbindungslinie zwischen den antor- alen Einbuchtungen	*180*	*100*	*154*	*100*	*157*	*100*	*131*	*100*	*128*	*100*	*187*	*100*
nge des Rostrum von der Verbindungslinie zwischen antorbitalen Einbuchtungen bis zur Spitze des strum	440	244.4	—	—	271	172.6	209	159.5	242	189.1	325	173.8
eite des Rostrum an der Basis	42	23.3	—	—	27	17.2	28	21.4	24	18.8	29	15.5
eite des Rostrum auf mittlerer Länge	19	10.6	—	—	15	9.6	12	9.2	—	—	—	—
eite des Rostrum auf der Höhe des drittvordersten hnes	14	7.8	—	—	—	—	13	9.9	—	—	—	—
aximale Breite der Praemaxillaria am rostralen nd der Nares	43	23.9	—	—	39	24.8	35	26.7	30	23.4	39	20.9
eite der Praemaxillaria auf mittlerer Länge	9	5	—	—	7	4.5	7	5.3	—	—	8	4.3
össte Breite des Foramen magnum	28	15.6	26	16.8	25	15.9	23	17.6	25	19.5	28	15
össte Höhe des Foramen magnum	20	11.1	20	13	25	15.9	20	15.3	22	17.2	24	12.8
össte Breite zwischen den Condyli occipitales ıssere Begrenzung)	62	34.4	56	36.4	53	33.8	49	37.4	51	39.8	62	33.2
össte Breite des linken Condylus	24	13.3	17	11	16	10.2	13	9.9	14	10.9	19	10.2
össte Breite des rechten Condylus	22	12.2	16	10.4	15	9.6	13	9.9	14	10.9	19	10.2
össte Länge des linken Condylus	37	20.6	28	18.1	31	19.7	28	21.4	26	20.3	33	17.6
össte Länge des rechten Condylus	34	18.9	28	18.1	30	19.1	28	21.4	26	20.3	33	17.6
inge des Unterkiefers (gerade Strecke)	562	312.2	—	—	370	235.7	277	211.5	314	245.3	450	240.6
ostand vom Apex des Processus coronoideus zum pex des Angulus, rechts	84	46.7	—	—	64	40.8	48	36.6	49	38.3	81	43.3
ostand vom Apex des Processus coronoideus zum pex des Angulus, links	85	47.2	—	—	62	39.5	48	36.6	49	38.3	80	42.8
öhe des Unterkiefers zu Beginn der Symphyse . . .	23	12.8	—	–	15	9.6	13	9.9	—	—	19	110.2
inge der Symphyse	402	223.3	—	—	249	158.6	186	142	221	172.7	308	164.7
inge der Zahnleiste des Unterkiefers	396	220	—	—	252	160.5	186	142	—	—	308	164.7
inge der Zahnleiste des Oberkiefers	420	233.3	—	—	262	166.9	200	152.7	229	178.9	320	71.1
inge der maxillaren Crista (basal) rechts	155	86.1	138	93.5	139	88.5	96	73.3	94	73.4	151	80.7
änge der maxillaren Crista (basal) links	140	77.8	—	—	118	75.2	78	59.5	85	66.4	144	77
laximale Breite der maxillaren Crista (rostral) rechts	102	56.7	—	—	88	56.1	60	45.8	65	50.8	91	48.7
laximale Breite der maxillaren Crista (rostral) links	98	54.4	—	—	82	52.2	60	45.8	65	50.8	89	47.6
laximale Breite der maxillaren Crista (caudal) rechts	107	59.4	93	60.4	82	52.2	57	43.5	66	51.6	93	49.7
laximale Breite der maxillaren Crista (caudal) links	90	50	—	—	68	43.3	52	39.7	54	42.2	88	47.1
änge des Frontale rechts	166	92.2	143	92.8	143	91.1	110	84	110	85.9	164	87.7
änge des Frontale links	166	92.2	—	—	142	90.4	110	84	110	85.9	161	76.1
öhe der nasalen Crista (vertikal)	11	6.1	10	6.4	9	5.7	9	6.9	9	7	13	78
bweichung der nasalen Crista von der Mittellinie s Neurocranium nach links	16	8.9	18	11.7	11	7	11	8.4	17	13.3	13	
laximale Breite des Processus des Squamosum rechts	51	28.3	—	—	43	27.3	—	—	—	—	—	—
laximale Breite des Processus des Squamosum links	52	28.9	—	—	43	27.3	—	—	—	—	—	—
laximale Länge des Processus des Squamosum rechts	115	63.9	—	—	95	60.5	71	54.2	73	57	116	62
laximale Länge des Processus des Squamosum links	115	63.9	—	—	96	61.1	71	54.2	75	58.6	116	62
bere Grenze des Foramen magnum bis zur Spitze s Supraoccipitale (Mittellinie)	97	53.9	86	55.8	81	51.6	69	52.7	63	49.2	90	48.1
ähne des Oberkiefers rechts	29		—		29		—		—		28	
ähne des Oberkiefers links	28		—		30		—		—		29	
ähne des Unterkiefers rechts	31		—		30		—		30		32	
ähne des Unterkiefers links	30		—		31		—		29		30	

TABELLE 2

Durchschnittswerte von einigen Schädelmassen bei Platanista indi und P. gangetica

		Platanista indi (Coll. PILLERI, 1969) Indus				*Platanista gangetica* (Coll. PILLERI, 1969) Brahmaputra				*Platanista gangetica* (British Museum (Nat. Hist.), Museum Edinburgh. Oxford, Copenhagen) Ganges				*Platanista gangetica* (Museum Oxford, Cambridge) Indien (Fundort unbekannt)				*Platanista gangetica* (Coll. ANDERSON, 1878) Ganges	
		subadult		adult		subadult		adult		subadult		adult		subadult		adult		adult	
Anzahl der Tiere		5		1		1		6		2		9		1		3			
⌀ Schädelmasse: Maximale Breite der maxillaren Crista (caudaler Rand)		re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li		
	mm	53,8	43,6	92	70	93	—	107	84,6	67,5	50,5	97,6	79	57	52	80,3	70		
	% *	44,3	35,9	49,7	37,8	60,4	—	59,6	47,0	51,9	38,8	56,5	45,8	43,5	39,7	51,7	44,5		
Höhe der nasalen Crista	mm	2,8		3		10		10,5		7,5		9		9		10,3			
	% *	2,3		1,6		5,6		5,8		5,7		5,2		6,9		6,5			
Abweichung der nasalen Crista von d. Mittellinie nach links	mm	8,8		11		18		14,2		10		13,3		11		13,6			
	% *	7,2		5,9		11,6		7,9		7,7		7,7		8,4		8,6			
Anzahl der Tiere		—		—		—		2	4	—		1	1	—		—		10	5
Geschlecht		—		—		—		♂	♀	—		♂	♀	—		—		♂	♀
Länge des Rostrum (s. Tab. 1)	mm	—		—		—		318	491,5	—		314	455	—		—		258,7**	363,3**
	% *	—		—		—		181	271	—		163,5	239,5	—		—		156	190

* in Prozent der Länge des Neurocranium

Diskussion

Die Museen von London, Edinburgh, Oxford, Cambridge und Copenhagen lieferten uns weiteres osteologisches Material von *Platanista gangetica* und *P. indi*. Tabelle 1 enthält die Schädelmasse des gesamten z.Zt. verfügbaren Skelettmaterials dieser beiden Arten.

Das British Museum (Natural History) beherbergt Schädel von vier adulten Tieren aus dem Ganges und einem subadulten Individuum aus dem Indus. Letzteres ist — neben unserer Sammlung — das einzige, in Museen vorhandene Exemplar von *Platanista indi*. Ein Exemplar der vier *Platanista gangetica* stammt von Anderson, 1865. Im Britischen Museum findet sich ausserdem noch ein Abguss des Rostrum einer *Platanista*, die Roxburgh, 1801, für seine Publikation als Studienobjekt diente. Die Länge der Symphyse des Unterkiefers misst allein 599 mm; es muss sich um ein enorm grosses Exemplar gehandelt haben, das mehr als zwei Meter Länge besass. Keines der von uns untersuchten Tiere erreichte solches Ausmass. Das grösste ♀ Exemplar (T 463, Coll. Pilleri, 1969) weist eine Symphysenlänge von 510 mm auf (Tab. 1).

Das Royal Scottish Museum in Edinburgh beherbergt weitere 3 Exemplare von *Platanista gangetica*, darunter zwei vollständige adulte Skelette (1 ♂, 1 ♀), die Anderson dem Museum schenkte. Die Sammlung des Zoologischen Museums in Copenhagen besteht aus einem kompletten Skelett einer *Platanista gangetica*, das Eschricht (1851) beschrieben hat, sowie einem weiteren Schädel dieser Flussdelphinart. Fünf Exemplare sind in den Museen von Oxford und Cambridge aufgehoben, deren genauer Fundort leider nicht mehr eruiert werden konnte. Es ist anzunehmen, dass sie alle aus dem Ganges stammen.

Die Untersuchungen dieses umfangreichen osteologischen Materials haben ergeben, dass die Individuen aus dem Ganges sich in ihren Schädelproportionen eng an die Vertreter aus dem Brahmaputra anschliessen. Die maxillare Crista der Gangesdelphine ist wie diejenige der Assam-Tiere caudal breiter als die der Industiere und beträgt bei adulten Exemplaren durchschnittlich rechts 56,5%, links 45,8% der Länge des Neurocranium (Tab. 2).

Die Höhe der nasalen Crista dieser Delphine entspricht mit durchschnittlich 5,2% (adult) bzw. 5,7% (subadult) etwa derjenigen der *Platanista gangetica* aus dem Brahmaputra. Die vier Exemplare unbekannter Herkunft zeigen ähnliche Befunde (Tab. 2). Die Prominenz der nasalen Crista ist bei diesen Schädeln sogar noch um einiges ausgeprägter als bei den anderen Exemplaren (6,5% adult, 6,9% subadult), die Abweichung der nasalen Crista von der Mittellinie noch intensiver (8,4 — 8,6%).

Cuvier (1823) und ebenso Eschricht (1851) geben den Schädel einer *Platanista* (— alles Tiere, die von Wallich [1] im unteren Ganges gesammelt wurden —) in Dorsalansicht wieder. Die Crista nasalis ist deutlich zu erkennen. Doch geht — ebenso wie Anderson (1878) — keiner der beiden Autoren auf diese Besonderheit ein.

Nur zwei Tiere des gesamten musealen Schädelmaterials erlauben eine Aussage hinsichtlich des Sexualdimorphismus. Dies betrifft die beiden von Anderson stammenden Skelette des Royal Scottish Museum. Das männliche Exemplar weist — mit 314 mm (= 163,5% der Länge des Neurocranium) — einen wesentlich kürzeren Schnabel auf als das Weibchen mit 455 mm (= 239,5% der Länge des Neurocranium, Tab. 2). Hiermit — und mit den am Brahmaputra-Material erhobenen Befunden — ist die Behauptung von Blyth (1859), die ♂ Exemplare seien mit einem längeren Rostrum ausgerüstet als die ♀, widerlegt. Schon Anderson (1878) hat auf diese Unstimmigkeit hingewiesen. Seinen Masstabellen ist zu entnehmen, dass die männlichen Vertreter von *Platanista gangetica* im Durchschnitt eine Rostrum-Länge von 258,7 mm (= 156% der Länge des Neurocranium) aufweisen, die Weibchen dagegen im Mittel eine solche von 363,3 mm (= 190% der Länge des Neurocranium) erreichen (Tab. 2).

Die Höhe des Rostrum (incl. Zähne) auf mittlerer Länge diente Blyth (1859) als Artcharakteristikum. Für *Platanista indi* sollte das Rostrum an dieser Stellte doppelt so hoch sein (3.25 inch = 81 mm) als für *Platanista gangetica* (mit nur 1.75 inch = 43 mm). Nach Anderson (1878) ist dieses taxonomische Merkmal nicht aufrechtzuerhalten, da gleich grosse Exemplare von *Platanista gangetica* dieselben Masse des Rostrum aufweisen. Aus diesen Gründen postuliert Anderson nur eine Art der Gattung *Platanista*, eine Annahme, die wir mit unseren Befunden widerlegen konnten.

Zusammenfassung

Es wurden jeweils 38 Einzelmessungen an Schädeln von 6 Flussdelphinen aus dem Indus und sechs weiteren Exemplaren aus dem Brahmaputra durchgeführt und mit den Schädelmassen des gesamten musealen Skelettmaterials (17 Expl.) verglichen. Auf Grund neuer taxonomischer Merkmale, die beim Vergleich der Indus- und Brahmaputra-Tiere gefunden wurden, lässt sich eine Unterscheidung in zwei Arten, eine *Platanista indi* und *P. gangetica*, rechtfertigen.

[1] Dr. Nathaniel Wallich (1785—1854) war ein dänischer Botaniker. 1814 schlug er der von Sir William Jones begründeten Asiatic Society of Bengal in Calcutta vor, die verschiedenen Sammlungen in einem Museum (Indian Museum in Calcutta) zu vereinigen. Wallich pflegte einen regen Kontakt mit den Wissenschaftlern seiner Zeit. Er war es auch, der Skelette der *Platanista gangetica* an Cuvier zum Pariser Museum d'Histoire Naturelle und an Eschricht nach Copenhagen geschickt hatte (siehe Pilleri, 1970).

Damit ist die Ansicht von ANDERSON (1878), es handle sich jeweils um die gleiche Art, widerlegt und die Auffassung von BLYTH (1859) von der Existenz zweier Arten rehabilitiert. Ein besonderes und konstantes morphologisches Merkmal ist die Crista nasalis, die am rostro-dorsalen Rand des Neurocranium von beiden Frontalia gebildet wird und bei *Platanista indi* wesentlich niedriger ist als bei *P. gangetica*. Ein zweites Merkmal besteht in der caudalen Höhe der maxillaren Crista, die bei Delphinen aus dem Ganges und Brahmaputra — sowohl rechts als auch links — grösser ist als beim Indusdelphin. Beim Indischen Flussdelphin besteht ein ausgesprochener Sexualdimorphismus in der Ausbildung des Rostrum. Entgegen den Befunden von BLYTH (1859) liess sich an unserem osteologischen Material aus dem Brahmaputra die Behauptung von ANDERSON (1878), die ♀ Tiere hätten ein längeres Rostrum als die Männchen, vollauf bestätigen.

DANKSAGUNG

Herrn Dr. F. C. FRASER, c/o British Museum (Nat. Hist.) und dem Keeper of Zoology, British Museum (Nat. Hist.) sind wir für die freundliche Bereitstellung des Skelettmaterials und für die vielfache Hilfe und das Entgegenkommen sehr zu Dank verbunden. Ferner möchten wir Herrn Dr. CLARK vom Royal Scottish Museum of Edinburgh, dem Direktor des Museum of Natural History in Oxford, Herrn Dr. PARRINGTON, Leiter des Zool. Museum in Cambridge, sowie dem Direktor des Zool. Museum in Copenhagen und dem dortigen Magister rerum, Herrn Dr. Paul VALENTIN-JENSEN für das Überlassen des seltenen Skelettmaterials unseren besonderen Dank aussprechen.

RÉSUMÉ

Trente-huit mensurations ont été effectuées sur les crânes de six dauphins fluviatiles de l'Indus et de six autres exemplaires provenant du Brahmapoutra, puis ont été comparés avec le matériel conservé dans les musées (17 spécimens).

Sur la base de nouveaux caractères taxonomiques trouvés en comparant entre eux les individus de l'Indus et du Gange, une distinction en deux espèces *Platanista indi* et *P. gangetica* se justifie. Ceci infirme l'opinion de ANDERSON (1878), selon laquelle il s'agit d'une seule espèce, et réhabilite la conception de BLYTH (1859) sur l'existence de deux espèces.

Un caractère morphologique particulièrement constant est la Crista nasalis, formée sur le bord vostro-dorsal du neurocranium par les deux frontalia, et qui est considérablement plus basse chez *Platanista indi* que chez *P. gangetica*.

La hauteur caudale de la crista maxilliaire constitue un second caractère distinctif. Elle est plus grande — tant à droite qu'à gauche — chez les dauphins du Gange et du Brahmapoutra que chez le dauphin de l'Indus.

Chez le dauphin fluviatile indien, il existe un dimorphisme sexuel prononcé dans le développement du rostre. Contrairement aux conclusions de Blyth (1859), notre matériel ostéologique du Brahmapoutra nous a permis de confirmer pleinement l'assertion d'Anderson (1878), selon laquelle les femelles auraient un rostre plus long que les mâles.

Summary

Thirty-eight measurements have been made on the skulls of six river dolphins from the Indus and of six other individuals from the Brahmaputra, and they have been compared with the museum material (17 specimens).

On the base of new taxonomic characters found by comparing the animals of the Indus with those of the Ganges, the separation into two distinct species *Platanista indi* and *P. gangetica* appears as justified. This speaks against the view of Anderson (1878) that both belong to the same species, and rehabilitates the concept of Blyth (1859) of the existence of two species. A particular and constant morphological character is the Crista nasalis, which is formed on the vostro-dorsal border of the neuro-cranium by the two frontalia, and which is considerably lower in *Platanista indi* than in *P. gangetica.*

A second character consists of the caudal height of the maxillary crista, which is greater in the dolphins from the Ganges and from the Brahmaputra, than in the Indus-dolphin.

In the Indian river dolphin, a marked sexual dimorphism exists in the development of the rostrum. Against the conclusions of Blyth (1859), our osteological material from the Brahmaputra confirmed fully the affirmation of Anderson (1878), that female animals have a longer rostrum than the males.

LITERATUR

Anderson, J. 1878. *Anatomical and zoological researches; comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and a monograph of the two cetacean genera, Platanista and Orcella.* 2 vols., B. Quaritch, London, 985 pp.

— and W. L. Sclater. 1881-1891. Catalogue of the Mammalia of the Indian Museum Calcutta. 2 vols., Indian Museum, Calcutta.

Blyth, E. 1859. *On the Great Rorqual of the Indian Ocean, with notices of other Cetals, and of the Sirenia or marine Pachyderms.* J. Asiat. Soc. 28: 481—498.



ABB. 1.

Platanista gangetica (T 465, Coll. PILLERI), Topographie des Schädels, Dorsalansicht (Schädelbasis in Horizontallage), die linke Crista maxillaris ist entfernt.
cm = Crista maxillaris, f = Frontale mit Crista nasalis, m = Maxillare, n = Nasale, p = Parietale, pm = Praemaxillare, s = Supraoccipitale.



ABB. 2

a: Schädel von *Platanista gangetica* (T 463 ♀, Coll. PILLERI) in Dorsalansicht, mit deutlicl sichtbarer nasaler Crista (Höhe 9 mm).
b: Schädel von *Platanista indi* (T 458, Coll. PILLERI) in Dorsalansicht; Crista nasalis schwacl ausgebildet (3 mm hoch).

UVIER, G. L. 1823. *Recherches sur les ossements fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces.* Dufour et D'Ocagne, Paris, 5: 279—280.

SCHRICHT, D. F. 1851. *Om Gangesdelphinen.* K. danske Vidensk. Selks. Skr. 2: 347—387.

RDON, T. C. 1874. The Mammals of India; a natural history of all animals know to inhabit continental India. J. Wheldon. London, 335 pp.

EBECK, H. J. 1801. *Delphinus gangeticus beschrieben von Heinrich Julius Lebeck zu Trankenbar.* Neue Schr. Ges. naturf. Freunde. 3: 280—282.

LLERI, G. 1970. *Wissenschaftliche Expedition des Berner Hirnanatomischen Institutes nach Westpakistan und Assam zum Studium des Gangesdelphins (Platanista gangetica).* Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich. 115: 281—322.

— 1971. *Original description of the Gangetic Dolphin, Platanista gangetica, attributed to William Roxburgh.* Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). (In the press.).

LINIUS MAIOR SECUNDUS CAJUS.1571. *Naturalis historia libri triginta septem.* Liber IX, Apud Scotum Venetiis.

ONDELET, G. 1554. *Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae piscium effigies expressae sunt.* M. Bonhomme, Ludguni. (Liber XVI. De Priste).

OXBURGH, W. 1801. *An account of a new species of Delphinus, an inhabitant of the Ganges.* Asiat. Res. 7: 170—174.

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17. 50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 3

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 78 Fascicule 4 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
DÉCEMBRE 1971

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 78 — FASCICULE 4

Rédaction

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 41: 761-776 — Décembre 1971

Distribution of Lactate Dehydrogenase (and its E-isozymes) in the developing and adult Retina of the Guppy *(Lebistes reticulatus)* [1]

by

Yvette KUNZ
Department of Zoology, University College Dublin (Ireland)

with 19 figures

The enzyme Lactate Dehydrogenase (LDH) occurs in mammalian tissues in five distinct isozymes. They can be separated by electrophoresis and stained with histochemical methods, and appear as blue bands due to the reduction of a tetrazolium salt to formazan. The relative intensity of the different bands thus obtained, differs considerably from tissue to tissue. In the heart the most anodic bands predominate, whereas in the skeletal muscle the most cathodic bands are more pronounced. It has been shown that in mammals each of the five isozymes is a tetramer composed of two subunits, called A and B, encoded by two different genes. In addition, a third subunit, C, is present in the testis of several mammals and birds. (Batellino *et al.*, 1968).

The LDH isozyme patterns of fish show great variation. From one to 18 different isozymes have been found in some thirty species tested (Markert and Faulhaber, 1965; Massaro and Markert, 1968). One set of isozymes, with extreme anodal electrophoretic mobility, has been observed in the eye and brain only of many teleosts (E-isozymes) (fig. 1). It has been suggested by various authors, that these E-isozymes reside in the retina, but apart from the work of Whitt and Booth (1970) the teleostean retina has not been subjected to histo-

[1] Manuscript received for publication, 28 March 1971.



FIG. 1.

Lactate dehydrogenase isozyme pattern of different organs of adult *Lebistes*. (Incubation mixture: 204.5 mg of DPN (Diphosphopyridine nucleotide), 54.5 mg of nitroblue-tetrazolium 5.5 mg of PMS (Phenazine methosulphate), 10.2 ml of neutralized lactic acid. Bidistilled water added to final volume of 100 ml; incubation time: 30 min. at 37° C).
∧ indicate E-bands, unique to eye and brain.
↑ denotes point of application of sample.

chemical analysis. It was also proposed by different workers (including the author) that the first appearance of the E-isozymes during ontogeny is connected with the onset of visual function, but no histochemical evidence to substantiate this has been brought forward so far.

The purpose of the following investigations was: 1) to establish with starch gel electrophoresis at what developmental stage of the embryo or postembryo of *Lebistes* the E-bands appear; 2) to determine with kryostat sections in what layers of the retina they reside and then to identify their subcellular location;

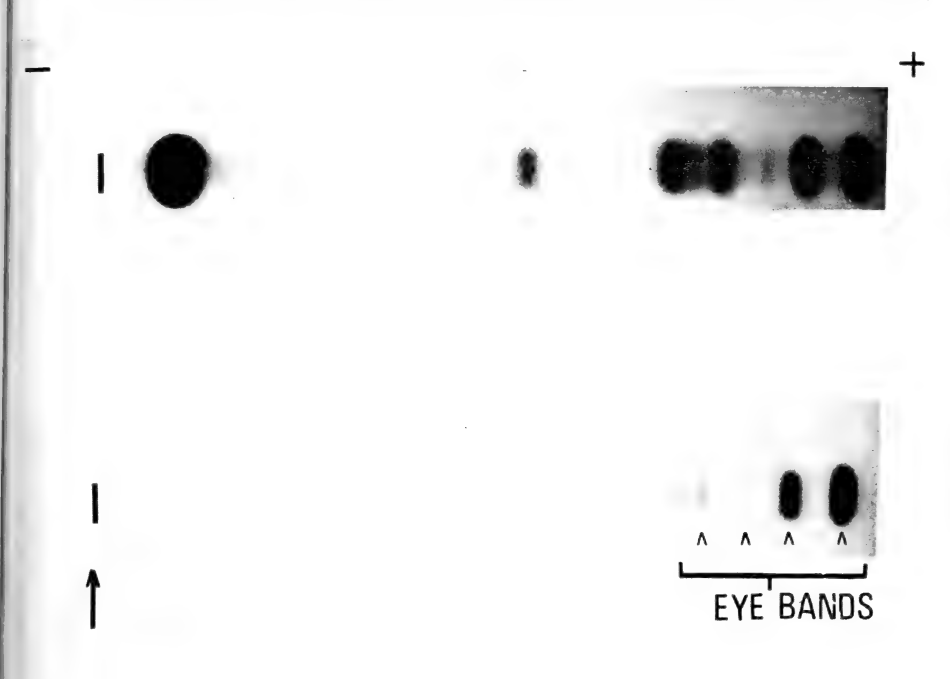


FIG. 2.

Effect of inhibitor (3 M urea) on lactate dehydrogenase isozyme pattern of adult *Lebistes* eye. Starch gel plate sliced horizontally: upper half incubated without, lower half with urea.

3) to follow the development of the E-isozymes both with starch gel electrophoresis and kryostat sections until sexual maturity is reached.

RESULTS

The first problem was to show the E-isozymes selectively. To that effect several known inhibitors for mammalian LDH isozymes were tested. The only one that had an effect on starch gel, as well as on kryostat sections, was urea in a 3 M concentration (fig. 2).

For the purpose of clarity the results obtained with the adult eye are presented first. The overall structure of the *Lebistes* eye is given in fig. 3.

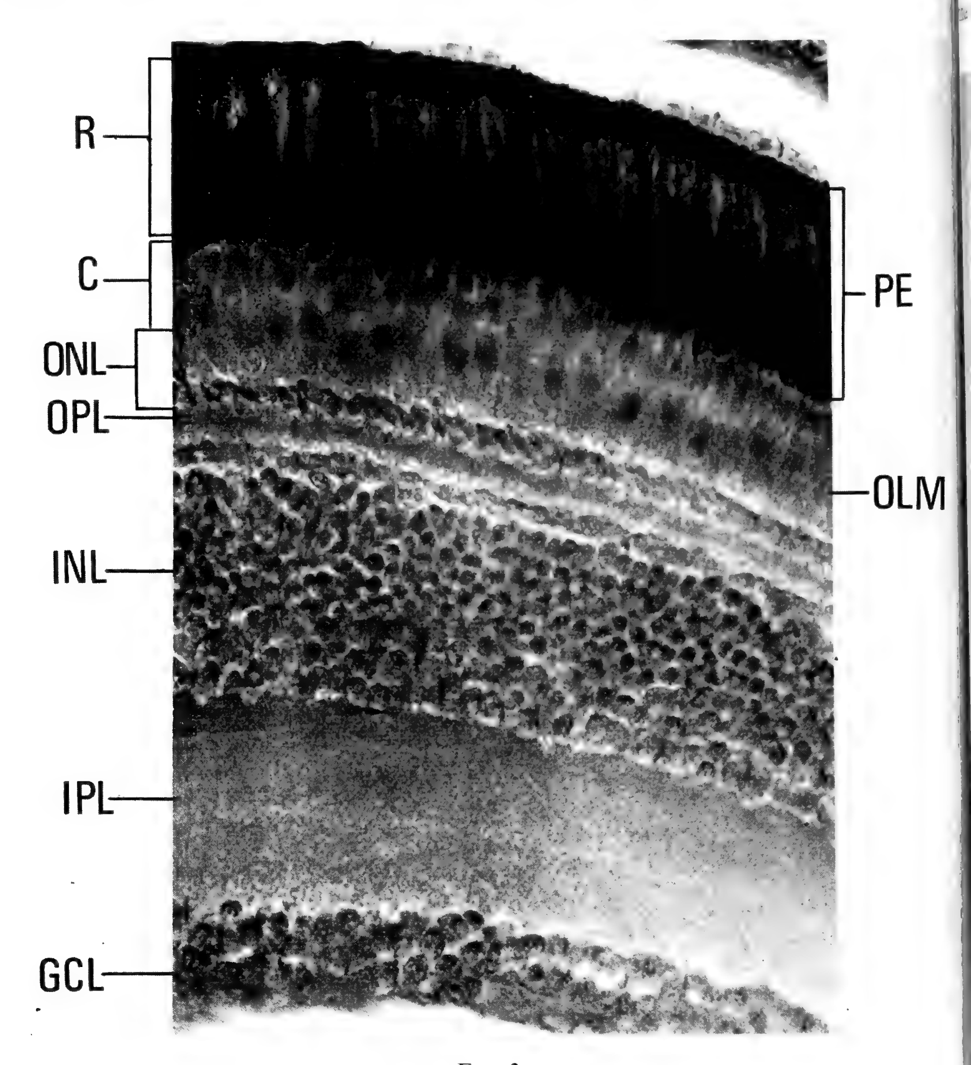


FIG. 3.

Photomicrograph of *Lebistes* retina to show the different layers (azan stain). Designation of layers see p. 775.

Adult Eye :

The adult eye stained for LDH indicates clearly that most of the activity resides in the photoreceptor layer (Fig. 4). Sections of the same eye, but treated with the inhibitor, reveal the E-isozymes in the same location. The inner layers

f the retina do not stain at all, or at most very faintly. Also remnants of skin nd eye muscles, adhering to the eye, did not take up the stain which indicates hat inhibition is effective (fig. 5).



FIG. 4.

Photomicrograph of *Lebistes* retina (kryostat section) stained for lactate dehydrogenase activity (Incubation medium: 30 mg DPN, 15 mg nitroblue tetrazolium, 10 mg PMS, 3 ml sodium lactate (0.05 M), 8 ml phosphate buffer (0.1 M, pH 8.4). Distilled water added to final volume of 30 ml. Incubation time: 15 min. at 37° C).

FIG. 5.

Photomicrograph of *Lebistes* retina (kryostat section) stained for E-isozyme activity. (Incubation mixture: same as for fig. 4, but 3 M urea added.)

The photoreceptors of *Lebistes* show a very complex arrangement. Three different kinds of cones are present—inner, middle and outer—the last being twin cones. The cones are arranged in a regular mosaic pattern, whereas the rods are interspersed at random (MÜLLER, 1952). A diagram of a generalized photoreceptor is shown in fig. 6. The relative positions of rods and cones in dark and light adapted retina of *Lebistes* are given in figs. 7 and 8.

When the kryostat sections already referred to, are viewed with oil immersion, it is evident that the LDH activity is most pronounced in the inner segments (ellipsoids) of all three types of cones. In the light adapted eye, the outer segments

appear clearly stained also, whereas in the dark adapted eye they are not visible. This may be because the rods are superimposed. The inner segments of the rods show very faint LDH activity in the dark adapted eye; they cannot be recognized in the light adapted eye since they are covered by pigment. The outer segments of the rods in both dark and light adapted eye show a weak pink staining reaction in the inner half and blue granules in the outer half (figs. 9 and 10). The cytoplasm in the outer nuclear layer and the outer plexiform layer, stains uniformly but moderately (figs. 9 and 10).

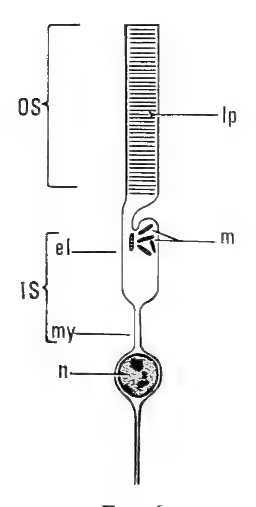


FIG. 6.
Diagram of generalized photoreceptor
el = ellipsoid, m = mitochondria, my = myoid, n = nucleus, lp = lipoprotein lamellae (sacs).

The effectiveness of nitroblue tetrazolium in localizing LDH at the subcellular level in the light adapted eye has been checked by varying the temperature, the pH and the constituents of the incubating medium and by pretreating the sections with acetone. The pink precipitate in the outer segments of the rods proves to be "nothing dehydrogenase", and enzymic in nature, whereas the blue droplets seem to be due to the accumulation of formazan deposits by lipid granules (fig. 12). The outer and inner segments of all three types of cones stain under all conditions, except when incubated at 4°C (normal temp. 37°C), and when lactate is omitted.

FIG. 7.

Diagram of dark adapted retina of *Lebistes* (outer and inner segments (ellipsoids) only).

FIG. 8.

Diagram of light adapted retina (outer and inner segments (ellipsoids) only).

FIG. 9.

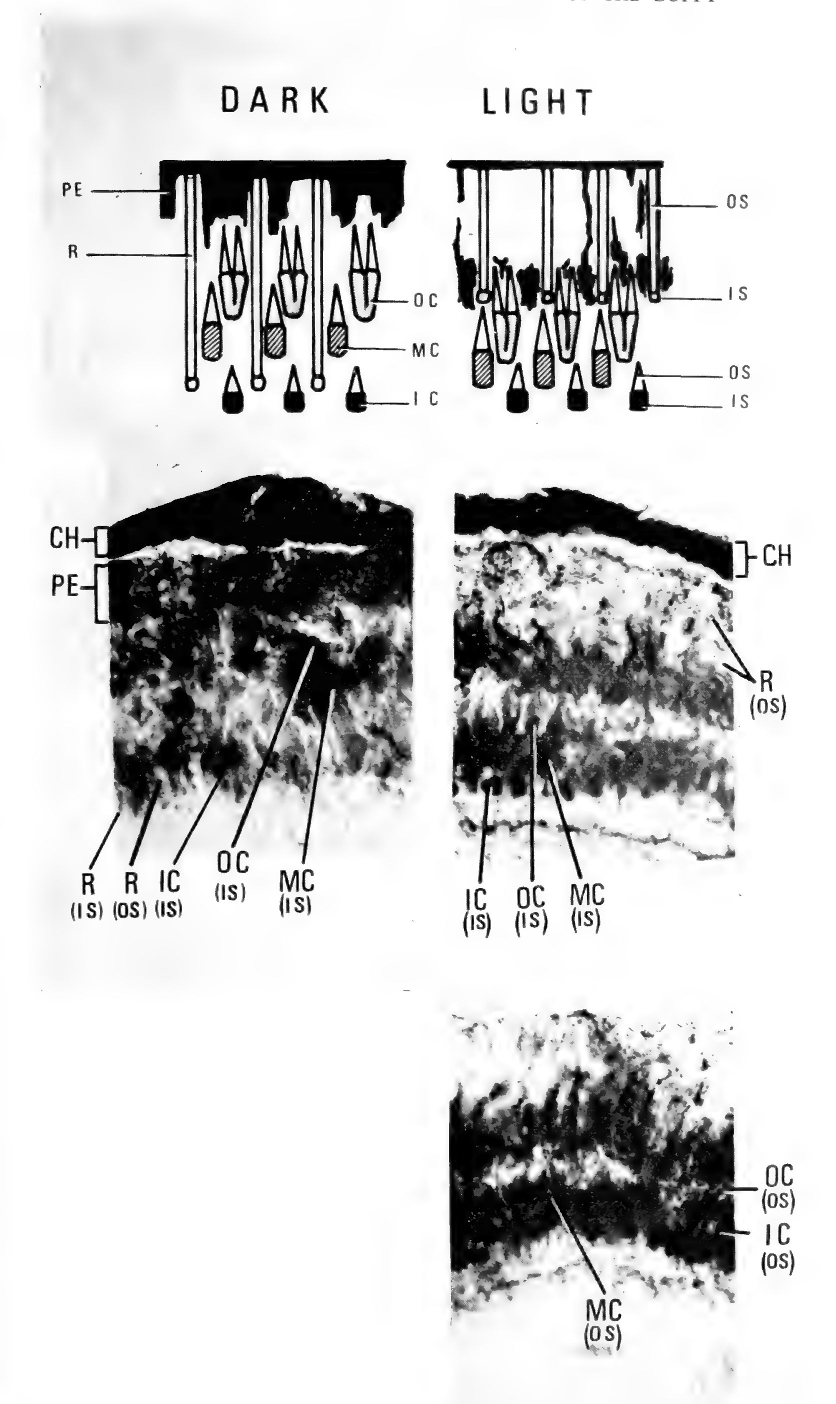
Kryostat section of dark adapted adult retina, stained for lactate dehydrogenase activity (viewed with oil immersion).

FIG. 10.

Kryostat section of light adapted adult retina, stained for lactate dehydrogenase activity. Detail of fig. 4.

FIG. 11.

Kryostat section of light adapted adult retina, stained for E-isozymes. Detail of fig. 5.


DARK
LIGHT
PE
R
OC
MC
IC
OS
IS
OS
IS
CH
PE
R (IS)
R (OS)
IC (IS)
OC (IS)
MC (IS)
CH
R (OS)
IC (IS)
OC (IS)
MC (IS)
OC (OS)
IC (OS)
MC (OS)

Thus, it is concluded that the formazan deposits in the outer and inner segments of all three types of cones represent LDH activity. The outer segments of the rods, however, are devoid of this enzyme. The " nothing dehydrogenase " observed in this region is probably alcohol dehydrogenase, an enzyme engaged in the visual process. As previously mentioned, the inner segments of the rods cannot be seen with certainty since pigment is accumulated in the region.

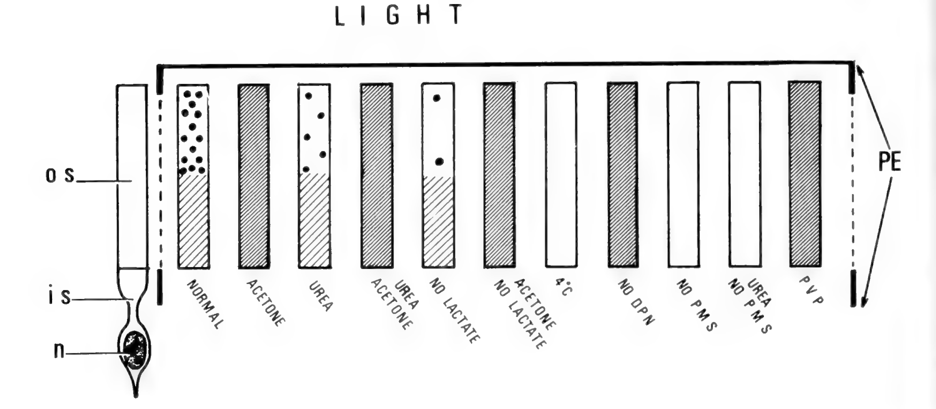


FIG. 12.

Outer segments of rods (adult, light adapted eye of *Lebistes*) Kryostat sections, subjected to variations in the staining method.

Normal = Incubation mixture as for fig. 4.
Normal = Incubation mixture as for fig. 4.
Acetone = acetone treatment prior to incubation.
Urea = 3 M urea added to incubation mixture.
No lactate = lactate omitted from incubation mixture.
4° C = incubation at 4° C (instead of 37° C).
No DPN = β-Diphosphopyridine nucleotide omitted from incubation mixture.
No PMS = Phenazine methosulphate omitted from incubation mixture.
PVP = Polyvinylpyrrolidone added to incubation mixture.
= blue granules.
= light pink stain.
= strong pink stain.

Inspection with oil immersion of sections treated with the inhibitor, revealed the very same picture as given above for total LDH activity, with the only difference that the staining of inner and outer segments of cones is less intense (fig. 11).

Developing eye :

Only results of the light adapted eye are reported. *Lebistes* is viviparous; the embryonic period lasts 30 days at 22°C. The different embryonic stages have been described previously (KUNZ, 1963, 1964, 1971).

The first appearance of the E-bands on starch gel is observed in an embryo of 20 days (stage 7). They show, already, adult distribution of intensity; they are, however, much weaker (fig. 13). Histological staining of the eye reveals that

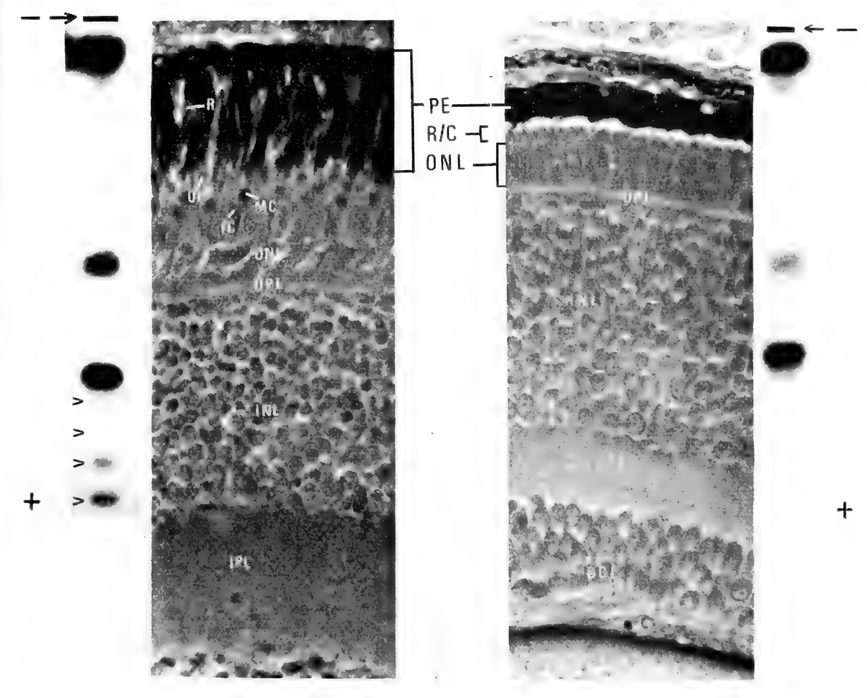


FIG. 13.

Lactate dehydrogenase isozymes of Lebistes eye at stage 7 (20th embryonic day) showing presence of E-bands.

FIG. 14.

Retina of stage 7, with differentiated photoreceptors and retinomotor response (azan stain).

FIG. 15.

Retina of stage 6, Photoreceptors present, but not yet differentiated (azan stain).

FIG. 16.

Lactate dehydrogenase isozymes of *Lebistes* eye at stage 6 (15th embryonic day). No E-bands present.

all three types of cones and the rods are differentiated at this stage (fig. 14). As a comparison, stage 6 (15th day) is shown; at this stage the photoreceptors are present but not yet differentiated, and the E-bands are not yet resolved (figs. 15 and 16). LDH staining of the kryostat sections of stage 7 shows a

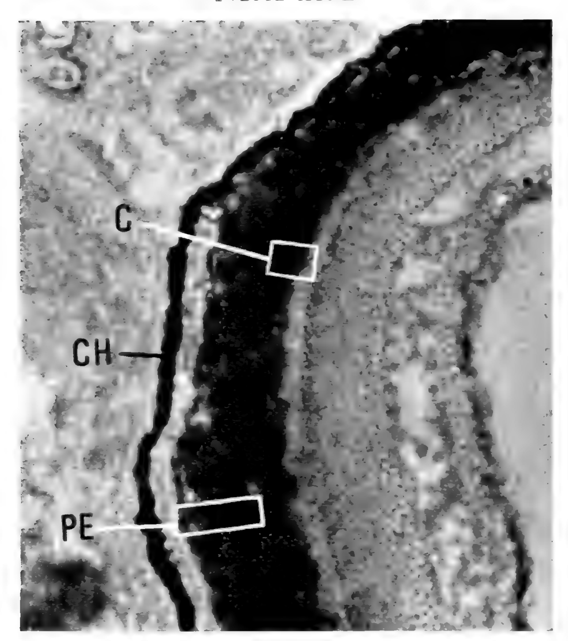


Fig. 17.
Retina of *Lebistes* (stage 7, 20th embryonic day) stained for Lactate dehydrogenase activity.

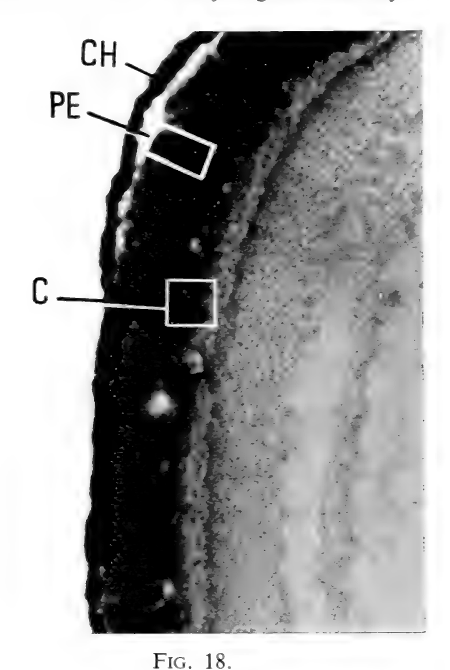


Fig. 18.
Same as fig. 17, but treated with inhibitor to show E-isozymes (incubation mixture see fig. 5).

preponderance of enzyme activity, as well as of E-isozyme activity, in the photoreceptor layer (figs. 17 and 18). When viewed with oil immersion, it can be readily seen that the formazan deposits of sections treated both with and without inhibitor, are located predominantly in the outer and inner segments of all three types of cones. It can be further observed that the outer segments of the rods contain pink stain in the inner, and blue granules in the outer half. Parallel experiments with 1) acetone extraction previous to incubation and 2) without lactate in the incubation mixture, again suggests that the blue droplets represent formazan absorbed by lipid material and that the pink stain is due to " nothing dehydrogenase ". Thus, the results indicate that the differentiated eye (stage 7) of *Lebistes* has the same LDH and E-isozyme distribution as the adult eye.

The E-isozyme bands on starch gel, and the E-isozyme distribution shown by kryostat sections, once established (stage 7), do not change during the remaining embryonic, post-embryonic and growth phases. The only noticeable difference is seen in the generally weaker expression of the E-isozymes in the embryonic phase.

Discussion

The distribution of LDH has been studied in the eye of the rabbit and the monkey (Graymore and Kissun, 1969; Lowry *et al.*, 1956). In the rabbit, the photoreceptors stain up very weakly, or not at all, whereas the inner layers exhibit more LDH activity. In the inner layers of monkey retina, there is less LDH activity than in rabbit retina (fig. 19). Lowry *et al.* explain this by the difference in blood supply in the two species: the monkey has two sets of vessels, i.e. one in the choroid and another one on the inner surface of the retina. The latter sends capillaries as far as the inner nuclear layer. In the rabbit, however, this inner set of vessels is missing over most of the retina. The authors assume that a glycolytic metabolism (LDH) might therefore be required for the inner layers in the rabbit. The blood supply to the eye of *Lebistes* is furnished almost exclusively by the choroid vessels. There can be seen a few capillaries along the inner surface of the retina, but they do not penetrate it. This condition resembles that of the rabbit eye. However, the LDH activity is most intense in the outer regions of the *Lebistes* eye, that is, nearest to the choroid blood supply.

The difference between the LDH activity of rabbit and monkey photoreceptors, reported by Lowry *et al.* (1956), is difficult to interpret. The rabbit has only rods in the retina, whereas in the monkey it is made up of both rods and cones; yet they were not analyzed separately. Thus, the fact that LDH activity is higher in the photoreceptors of the monkey may suggest that in mammals LDH is present predominantly in the cones, as is the case in *Lebistes*.

LDH activity has been investigated in photoreceptors of other mammalian species, of birds and of the frog. The results are not included in this comparison since the respective workers did not include phenazine methosulphate (PMS) in the incubating medium of their kryostat sections. When this electron carrier is

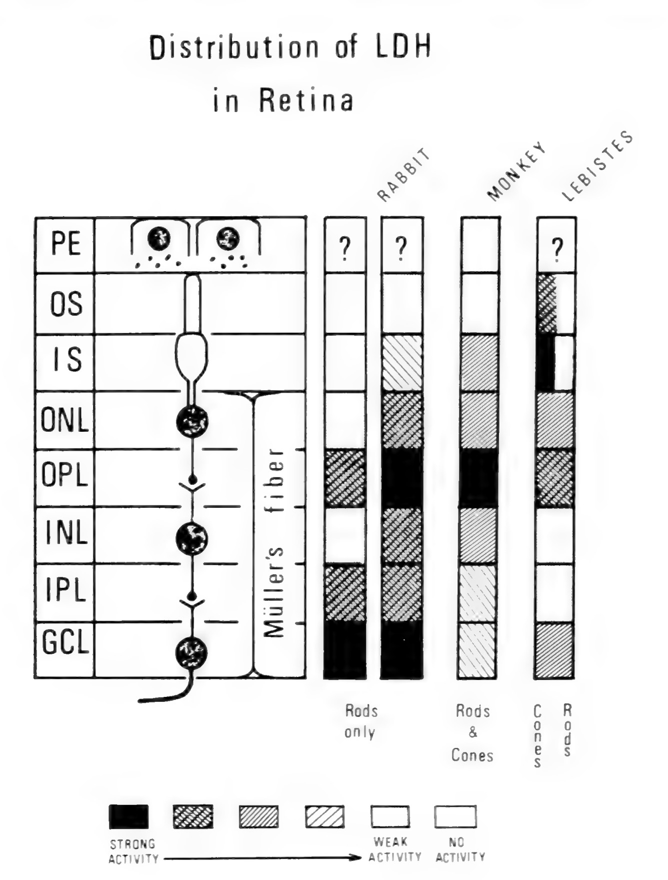


FIG. 19.

Rabbit, left column = diagram based on histochemical results by GRAYMORE and KISSUN 1969.
Rabbit, right column; monkey = diagrams based on biochemical results by LOWRY et al. 1956.

omitted, the sites of diaphorase activity (and not of dehydrogenase activity) are stained with formazan (GRAYMORE and KISSUN, 1969).

Indirect biochemical approaches, comparing intact retinae with retinae lacking photoreceptors, indicate that the photoreceptors of rabbit and rat possess unusually high respiration and glycolysis (COHEN and NOELL, 1965). These authors suggest a compartmentation of respiration and glycolysis within the

photoreceptor. They claim that this is supported by histochemical experiments showing the complementary subcellular distribution of enzymes required for glucose oxidation, and LDH, which is required for glycolysis. LDH is most abundant in the regions of the cell which have no mitochondria (LOWRY *et al.*, 1956). In *Lebistes*, however, LDH activity is evenly distributed over the whole inner segment.

In the retina of *Lebistes*, most of the LDH activity, and in particular, all of the E-isozyme activity, resides in the cones. The first differentiation of the photoreceptors in the embryo is simultaneous, i.e. all three types of cones, and the rods, are formed simultaneously. The structure of the newly formed cones and rods, as revealed by ordinary histological methods, is the same as in the adult eye. (MÜLLER, 1952). This seems to be reflected in the pattern of the E-bands: all bands appear simultaneously, at stage 7, and show already adult distribution of intensity. All through the growth phase of the retina, new photoreceptors are being formed at the periphery. Kryostat sections of all stages show always intense activity of E-isozymes also in these newly differentiated cones.

When sections are treated with the inhibitor, formazan deposits in the cones are less intense. This would suggest that other isozymes than E-isozymes reside in the cones.

Perhaps the restriction of the E-isozymes to the cones in *Lebistes* is related to the unique tiered arrangement of the cones, which as such demands a functional explanation. It has been suggested, but not confirmed, that this arrangement should minimize, or even completely correct, the chromatic aberration; this would result in a greatly increased acuity of the eye (EBERLE, 1968). On the other hand, a double row of cones has been observed in two tree squirrels (*Sciurus carolinensis leucotis* and *Tamiosciurus hudsonicus loquax*), which show a pure cone retina. (TANSLEY, 1961). The author suggests that this arrangement may be a device to increase the sensitivity by increasing the number of photoreceptors converging on to each ganglion cell; this would, however, be expected to result in decreased visual acuity.

One other teleost, *Xiphophorus helleri*, has been tested for LDH (and E-isozyme) distribution in the eye (WHITT and BOOTH, 1970). The E-isozymes were found predominantly in the inner segments of the photoreceptor cell and in the outer nuclear layer. The authors fail, however, to differentiate between rods and cones. Both *Xiphophorus* and *Lebistes* belong to the *poeciliidae*. Judging from fig. 2 of their publication, the retina of *Xiphophorus* shows the same unusual pattern of cone distribution as *Lebistes*. Thus the heavy formazan deposits attributed by WHITT and BOOTH to the outer nuclear layer, are probably located in the ellipsoids of the inner cones. This assumption is based on the fact that in *Lebistes* the nuclei of the middle cones penetrate the outer limiting membrane, so that the ellipsoids of the inner cones seem to lie within the outer nuclear

layer. LDH activity in the Müller's fibres, as reported for *Xiphophorus*, is not evident in *Lebistes*.

WHITT (1970) has studied extensively the kinetic, physical and immunochemical properties of the E_4 isozyme (most anodic E band). He suggests that it may be specially suited for cells, such as the photoreceptors, with a high constant aerobic metabolism. He also discusses a working hypothesis that the E_4 isozyme plays an important role in the regeneration of rhodopsin in the photoreceptor of the teleost retina.

While evidence cannot be presented here concerning the degree of aerobic metabolism in *Lebistes*, it would seem that, if the above hypothesis applies to the cones, an alternative pathway must be operative for rhodopsin regeneration in the rods of *Lebistes*. Histochemical studies of a " normal " mixed, a pure rod, and a pure cone teleostean retina may shed further light on the differences between metabolism of rod and cone and on the significance of E-isozymes in particular.

ZUSAMMENFASSUNG

Das mit Stärkegel-Elektrophorese erhaltene Laktatdehydrogenase (LDH)-Muster des Auges von *Lebistes reticulatus* weist die für viele Teleostieraugen charakteristischen rasch wandernden E-Isozyme auf.

Histochemische Färbung von Gefrierschnitten zeigt, dass die Hauptaktivität der LDH in den Zapfen (Aussen-, Mittel- und Innenzapfen) liegt. In den Stäbchen-Aussengliedern konnte keine LDH-Aktivität, nur sogenannte "Nothing Dehydrogenase"-Aktivität, nachgewiesen werden. In den Stäbchen-Innengliedern war die LDH-Reaktion äusserst schwach im dunkeladaptierten Auge. Im helladaptierten Auge sind die Innenglieder nicht sichtbar, da im Pigment eingebettet.

Durch Zusatz eines Hemmstoffes (Harnstoff) kann die Aktivität der E-Isozyme allein dargestellt werden. Es zeigt sich, dass sich in der Photorezeptorenschicht nur die Zapfen anfärben: Die Innenglieder reagieren am stärksten, gefolgt von den Aussengliedern. Die äussere Kernschicht und die äussere Faserschicht reagieren nur schwach.

Während der Entwicklung treten die E-Isozyme erstmals im Auge des 20-tägigen Embryos (Embryonalperiode 30 Tage) auf. Elektrophoretisches Verteilungsmuster und Bandenzahl sind dieselben wie im Adultauge. Auch das histochemische Bild ist dasselbe wie in der adulten Retina.

Während der restlichen Embryonal-, der Postembryonal- und der Wachstumsperiode konnten keine Veränderungen des E-Isozym-Musters beobachtet werden.

Résumé

Le motif de Lactatdéhydrogénase (LDH) de l'œil de *Lebistes reticulatus* btenu par électrophorèse sur gel d'amidon présente les E-isozymes à migration apide caractéristiques des yeux de nombreux Teléostéens. La coloration histo-himique de coupes à la congélation montre que l'activité principale de la LDH lieu dans les cônes (extérieures, moyens et intérieurs). Dans le segment xtérieur des bâtonnets il n'a pas été mis en évidence d'activité LDH, mais eulement une activité sans LDH. Dans le segment intérieur des bâtonnets, a réaction LDH est extrêmement faible dans les yeux adaptés à l'obscurité. Dans les yeux adaptés à la lumière, les segments intérieurs ne sont pas visibles cause du pigment qui les enrobe.

Par l'addition d'un inhibiteur (urée) on peut montrer l'activité des E-isozymes euls. Les cônes seuls se colorent, les segments intérieurs réagissant le plus vigou-eusement, suivis par les segments extérieurs. La couche de noyaux externe et a couche de fibres externe ne réagissent que faiblement.

Pendant le développement, les E-isozymes apparaissent dans l'œil de l'embryon le 20 jours (sur une période embryonnaire de 30 jours). La répartition électro-phorétique et le nombre de bandes sont les mêmes que chez l'adulte. Aucun changement du motif des E-isozymes n'a été observé non plus pendant le reste du développement.

LIST OF ABBREVIATIONS

C Cones
CH Choroid
GCL Ganglion cell layer
IC Inner cone
INL Inner nuclear layer
IPL Inner plexiform layer
IS Inner segment
MC Middle cone
OC Outer cone
OLM Outer limiting membrane
ONL Outer nuclear layer
OPL Outer plexiform layer
OS Outer segment
PE Pigment epithelium
R Rods

BIBLIOGRAPHY

BATELLINO, L. J., F. R. JAIME and A. BLANCO. 1968. *Kinetic properties of rabbit testicular lactate dehydrogenase isozyme*. J. Biol. Chem. 243: 5185-5192.

COHEN, L. H. and W. K. NOELL. 1965. *Relationships between visual function and metabolism.* In " Biochemistry of the retina ", Acad. Press Inc., London.

GRAYMORE, C. N. and R. D. KISSUN. 1969. *Use of phenazine methosulphate (PMS) in the histochemical localization of lactic acid dehydrogenase (LDH) in the retina.* Exptl. Eye Res. 8: 375-378.

EBERLE, H. 1968. *Zapfenbau, Zapfenlänge und chromatische Aberration im Auge von Lebistes reticulatus Peters (Guppy).* Zool. Jb. Physiol. 74: 121-154.

KUNZ, Y. 1963. *Die embryonale Harnblase von Lebistes reticulatus.* Rev. suisse Zool. 70: 291-297.

— 1964. *Morphologische Studien über die embryonale und postembryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonderer Berücksichtigung des Dottersystems und der Leber.* Rev. suisse Zool. 71: 445-525.

— 1971. *Dorsal headfolds in the embryo of the viviparous teleost Lebistes reticulatus.* Rev. suisse Zool., 78: 187-207.

LOWRY, O. H., N. R. ROBERTS and C. LEWIS. 1956. *The quantitative histochemistry of the retina.* J. Biol. Chem. 220: 879-892.

MARKERT, C. L. and I. FAULHABER. 1965. *Lactate dehydrogenase isozyme patterns of fish.* J. Exp. Zool. 159: 319-332.

MASSARO, E. J. and C. L. MARKERT. 1968. *Isozyme patterns of salmonid fishes: Evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides.* J. Exp. Zool. 168: 223-238.

MÜLLER, H. 1952. *Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus).* Zool. Jb. (Phys.) 63: 275-324.

TANSLEY, K. 1961. *Comparative anatomy of the mammalian retina with respect to the electroretinographic response to light.* In: The structure of the eye. Acad. Press., N.Y. and London.

WHITT, G. S. and G. M. BOOTH. 1970. *Localization of lactate dehydrogenase activity in the cells of the fish (Xiphophorus helleri) eye.* J. exp. Zool. 174: 215-224.

WHITT, G. S. 1970. *Developmental genetics of the lactate dehydrogenase isozymes of fish.* J. exp. Zool. 175: 1-36.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 42: 777-782 — Décembre 1971

Über das Gehirn des Gangesdelphins

von

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut der Universität Bern (Schweiz)

Mit 10 Abbildungen

Die erste und einzige Beschreibung des Gehirns des Gangesdelphins *(Platanista gangetica)* wurde von John ANDERSON vor beinahe 100 Jahren verfasst. Sie basiert auf der Untersuchung eines einzelnen in Alkohol aufbewahrten Präparates und vermittelt uns wegen der dabei entstandenen Deformierung nicht die natürliche Form des Organs. Es wird ein in der Längsachse verlängertes Gehirn dargestellt, ein Zustand, der bei den Cetaceen in keinem Fall vorkommt (PILLERI, 1966).

Während der letzten cetologischen Expedition nach Westpakistan (Indus) und Assam (Brahmaputra) im Winter 1969, konnte ich eine Serie Gehirne von *P. gangetica* (ROXBURGH, 1801) und *P. indi* (BLYTH, 1859; Abb. 1,2) in einwandfreiem Zustand präparieren. Die sofort nach dem Tode (Aethernarkose) entnommenen Gehirne wurden frisch gewogen (Tab. 1), in Neutralformol 1:5 fixiert. Die Aufnahmen wurden am fixierten Präparat durchgeführt. Beide *Platanista*-Arten, die sich osteologisch und ethologisch voneinander unterscheiden (PILLERI, 1970), bieten im Hirnbau geringere taxonomische Unterschiede.

TABELLE 1

Species	*Platanista indi* (BLYTH, 1859)						*Platanista gangetica* (ROXBURGH, 1801)					
Tier Nr.	452	453	454	455	456	457	459*	460	461*	462	463*	464*
Geschlecht . . .	♂	♀	♂	♂	♀	♀	♀	♂	♀	♂	♀	♀
Fangort	Indus, Sukkur Area (Westpakistan) XI.1969						Gela Bil River (Brahmaputra, Assam) XII.1969					
Körperlänge cm .	116	126	123	117	120	108	206	185	203	180	240	200
Körpergewicht kg.	23	18	21	15	14,5	10,5	62	56	51	59,5	83,5	66
Hirngewicht gr . .	175	160	162	165	157	162	292	—	315	281	—	293

* Trächtig, je 1 Embryo.

GEHIRNBESCHREIBUNG (Abb. 3—8)

Bei dorsaler Betrachtung (Abb. 3) ist das Grosshirn frontal breit abgerundet bis abgestumpft, in der vorderen Hälfte vor der Sylvischen Furche etwas verschmälert. Das Gehirn ist breiter als lang. Das occipito-temporale Gebiet ist regelmässig abgerundet. Die Mantelkanten klaffen kaudal ziemlich stark auseinander, sodass die dorsale Fläche des Kleinhirns z.T. exponiert bleibt. Die Furchung des Grosshirns ist relativ einfach mit vorwiegend längs verlaufenden Windungen.

Beit lateraler Betrachtung (Abb. 5) erscheint das Grosshirn im dorsalen Bereich regelmässig abgerundet. In der Position *in situ* liegt der Frontalpol basaler als der Temporalpol. Die Längsachse des relativ kurzen Schläfenlappens verläuft bei *P. indi* parallel zur fronto-occipitalen Achse. Die Fissura Sylvii bildet mit der Bodenebene einen kaudal offenen Winkel von etwa 55°. Der Temporalpol ist zugespitzt und wird von den mediotemporalen Formationen (Archicortex und Mandelkern) total eingenommen. Diese sind durch eine deutliche Furche vom temporalen Neocortex abgetrennt. Zwischen dem Temporalpol und der frontalen Rinde ist das Tuberculum olfactorium zum grossen Teil exponiert. Das Kleinhirn wird in den meisten Präparaten vom Grosshirn fast total überlagert. An der Hirnbasis (Abb. 6) hat die Frontalrinde die Form eines Viereckes und ist durch eine seichte Querrinne vom Tuberculum olfactorium deutlich begrenzt. Die Tubercula sind caudal abgerundet und werden durch die quer verlaufenden Tractus optici vom Pedunculus cerebri abgegrenzt. Tractus und Bulbus olfactorius fehlen. Der Nervus opticus ist fadendünn, der Tractus opticus ist eine Spur breiter aber flacher als der Sehnerv. Die ovale Hypophyse nimmt eine zentrale Lage ein und überdeckt das Chiasma, einen Teil der Tubercula olfactoria und vollständig die Fossa interpeduncularis. Der Schläfenlappen ist seitlich abgerundet; auf der Höhe dieser Abrundung ist das Gehirn am breitesten. Medial vom Sulcus (Fissura) hippocampi liegt das stark entwickelte Massiv der Hippocampusformation und des Nucleus amygdalae. Das Kleinhirn ist etwa so breit wie das Grosshirn auf der Höhe der Sylvischen Furche. Die Brücke ist trapezförmig, rostral breiter als kaudal mit einem leicht abgerundeten freien Rand. Vor der Brücke findet sich eine tiefe Fossa interpeduncularis. Die Medulla oblongata ist annähernd so breit wie lang. Der Nervus trigeminus, facialis acusticus, glossopharyngicus und vagus sind alle gut ausgebildet. Der glossopharyngicus besteht aus 2—3 Filamenten, der vagus aus 12—13, der accessorius aus 4—5, der hypoglossus aus 4 Filamenten, wobei gewisse Variationen bei den einzelnen Präparaten vorliegen.

TABELLE 2

Hirnmasse (mm.)

Art	*Platanista indi*						*Platanista gangetica*			
Tiert-Nr.	452	453	454	455	456	457	459	461	462	464
Geschlecht	♂	♀	♂	♂	♀	♀	♀	♀	♂	♀
Gesamtlänge des Gehirns *	70	70	71	70	68	65	82	86	73	80
Länge des Grosshirns	70	69	68	69	68	68	80	80	81	79
Breite des Grosshirns	82	83	82	82	84	80	90	97	96	93
Höhe des Grosshirns	43	50	44	48	48	48	57	55	58	60
Temporalpol-Kaudalpol	48	47	48	46	46	47	52	56	55	54
Temporalpol-Frontalpol	24	24	23	23	25	22	23	22	23	23
Länge der Fissura Sylvii	25	23	24	27	29	29	25	29	29	30
Kleinste Entfernung zwischen den Temporallappen	34	32	31	32	32	31	35	40	40	40
Breite des Tuberculum olfactorium	9	9	9	8	9	9	11	11	11	10
Länge der Kleinhirnhemisphäre	19	21	22	22	21	20	27	23	25	24
Kleinhirnbreite	58	56	60	60	60	57	74	71	70	72
Länge des Vermis cerebelli	16									
Höhe des Vermis cerebelli	21									
Brücke-Kleinhirnscheitel	36									
Breite des Mittelhirns	24	24	24	25	26	24	28	30	28	30
Breite der Lamina quadrigemina	22									
Länge der Colliculi anteriores	3									
Breite der Colliculi posteriores	2									
Länge der Colliculi posteriores	14									
Breite der Colliculi posteriores	11									
Länge der Brücke	14	15	16	16	15	15	21	21	19	20
Breite der Brücke	24	22	20	20	22	20	27	27	24	27
Länge des Hypothalamus	6	6	5	5,5	5,5	5	6,5	7	6,5	7
Länge des Recessus infundibuli	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,8	1,8	2	2
Breite des Recessus infundibuli	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Hypophysenlänge (Adenohypophyse)							7	6	6	6
Hypophysenhöhe (Adenohypophyse)							4	4	4	3,5
Hypophysenbreite (Adenohypophyse)							13	12	14	12
Neurohypophyse (Längsdurchmesser)							3	3	3	3
Neurohypophyse (Querdurchmesser)							4	4	4	4
Länge des Balkens	35									
Dicke des Balkens (maxim).	2									
Balkenknie-Frontalpol	10									
Balkenmitte-Mantelkante	19									
Breite der Medulla oblongata	18	18	17	17	19	17	22	21	20	21
Länge der Medulla oblongata	15	16	16	16	17	15	20	19	19	20
Oliva inferior (horizontaler ⌀)	3	3	4	3,5	3,5	3,5	4	4,5	4,5	4,5
Oliva inferior (Längsdurchmesser)	8	7	7	7	7,5	7	9	10	11	10
Olivae inferiores (Gesamtbreite)	6	6	8	7	7	7	8	9	9	9
⌀ des Nervus opticus	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
⌀ des Nervus trigeminus	4	3,8	4	4,5	4,5	4	5,5	4	5	5
⌀ des Nervus facialis	2	1,7	2	2	2	2	3	2	2	2
⌀ des Nervus acusticus	4	5	4	4,5	5	5	6	6	6	7
Medulla cervicalis (Quer ⌀)	8	8	7	7	7	8	9	10	9	10
Medulla cervicalis (Längs ⌀)	6	6	6	6	6	6	7	8	7	8

* Position *in situ*.

An der Medianfläche ist der Balken gut ausgebildet und verläuft parallel der dorsalen Mantelkante. Das Genu und Splenium corporis callosi sind deutlich ausgeprägt. Der Fornix ist kräftig, das Septum pellucidum wenig ausgedehnt. Die Massa intermedia ist rundlich und misst 9 mm im Durchmesser. Die Mittelhirnachse verläuft annähernd senkrecht zur Längsachse des Balkens. Die Colliculi posteriores der Lamina quadrigemina bilden einen stark ausgeprägten dorsokaudal gerichteten Vorsprung, dessen freie Fläche vom Kleinhirn umgeben wird. Die vorderen Colliculi sind schwach ausgebildet. Die Brücke ist stark entwickelt und berührt mit dem freien Rand die Hypophyse. Die Medulla oblongata setzt sich ohne Krümmung in die Medulla spinalis fort.

ANMERKUNGEN

Auf das Verhältnis Hirngewicht-Körpergewicht bin ich in einer früheren Arbeit eingegangen (PILLERI and GIHR, 1970). Die Exemplare aus dem Indus *(Platanista indi)* weisen im Durchschnitt ein höheres Hirngewicht auf als die Tiere aus dem Brahmaputra *(Platanista gangetica)*. Da die Werte jedoch von Tieren unterschiedlichen Alters stammen, lassen die aufgefundenen Differenzen keine weiteren Schlüsse zu. Es bleibt aber fest, dass sowohl *P. indi* als auch *P. gangetica* niedriger cephalisiert ist als der Amazonasdelphin *(Inia geoffrensis)* und auch niedriger als alle bisher untersuchten Denticeten.

Verglichen mit dem Gehirn des Amazonasdelphins und mariner Zahnwale, erscheint der Cortex von *Platanista* von sämtlichen Territorien weniger und einfacher gefurcht. Die Ausblidung des temporalen Neocortex ist weniger stark als bei anderen Denticeten.

Basal sichtbare Hirnstrukturen, die dem limbischen System angehören (Tuberculum olfactorium, Amygdala, Hippocampusformation), sind hingegen stärker ausgebildet bei *Platanista* (Abb. 9). Das Kleinhirn ist im Vergleich zu den anderen Arten kleiner. Das relative Kleinhirngewicht beträgt bei einem Exemplar aus dem Indus 8,8 % des Totalhirngewichtes. Wie bei anderen Denticeten fehlt der Bulbus und Tractus olfactorius ganz. Auffallend ist die extreme Reduktion des Nervus opticus, der das dünnste Kaliber unter den Zahnwalen aufweist. Dementsprechend ist das Auge hochgradig verkleinert, ohne Linse, jedoch mit einer geschichteten Retina versehen (ANDERSON, 1878). Der akustische Apparat ist in allen Abschnitten (Nachmessungen an fixierten Gehirnen), stark entwickelt. Der Nervus acusticus ist ebenso dick oder sogar dicker als der Nervus trigeminus. Eine entsprechend beträchtliche Ausdehnung haben auch die Colliculi posteriores der Vierhügelplatte.

Diese Verhältnisse korrelieren mit der ganz im Vordergrund stehenden akustischen Orientierung des indischen Flussdelphins. Wie wir nachgewiesen

haben, bestehen die Laute in erster Linie aus kontinuierlichen Impulssalven von Sonarcharakter (Abb. 10), die Frequenzen über 150 kHz erreichen.

Zusammenfassung

Es werden die Proportionen und Frischgewichte des Gehirnes von *Platanista gangetica* (2♂♂, 2♀♀) und *Platanista indi* (3♂♂, 3♀♀) angegeben. *Platanista* ist niedriger cephalisiert als *Inia geoffrensis*. Die allgemeinen Formverhältnisse des Gehirnes werden beschrieben.

Verglichen mit anderen Zahnwalen ist der Cortex einfacher gefurcht und das Cerebellum ist relativ kleiner. Strukturen, die dem limbischen System angehören sind beim indischen Flussdelphin stärker ausgeprägt als bei anderen Delphinarten. Es wird schliesslich das Kaliber der Hirnnerven in Betracht gezogen und die starke Entwicklung des zentralen Abschnittes des akustischen Systems hervorgehoben.

Summary

Ratios and fresh weights measured in the brain of *Platanista gangetica* (2♂♂, 2♀♀) and *Platanista indi* (3♂♂, 3♀♀) are given. *Platanista* exhibits lower encephalization than *Inia geoffrensis*. The general anatomical appearance of the brain is described.

In comparison to other Odontoceti, the cortex is less furrowed and the cerebellum relatively small. Limbic lobe structures are less developed in the Indian river dolphin than in other dolphins. Finally, the caliber of the cranial nerves is discussed and attention is drawn to the marked development of the central section of the auditory system.

Résumé

Le texte fait état des données pondérales et des proportions obtenues à l'examen du cerveau de *Platanista gangetica* (2♀♀, 2♂♂) et de *Platanista indi* (3♀♀, 3♂♂). Le degré d'encéphalisation de *Platanista* est moindre que celui de *Inia geoffrensis*. Il y est décrit les rapports généraux sur les formes du cerveau.

Le cortex présente une simplification des sillons et un cervelet relativement plus petit en comparaison d'autres Odontocètes. Chez le dauphin indien des fleuves, des structures apparentées au système limbique sont plus prononcées que chez d'autres espèces delphiniennes. Pour terminer, des considérations sont apportées sur le calibre des nerfs crâniens et sur le développement marqué, patent au niveau central, du système acoustique.

Danksagung

Für die Hilfe bei der Herstellung der photographischen Aufnahmen bin ich Frl. S. Aebersold, Cheflaborantin des Institutes, sehr zu Dank verpflichtet.

LITERATUR

Anderson, J. 1878. *Anatomical and zoological researches; comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875, and monograph of the two cetacean genera Platanista and Orcella.* 2 vols. London, B. Quaritch.

Blyth, E. 1859. *On the Great Rorqual of the Indian Ocean, with notices of other Cetals, and of the Sirenia or marine Pachyderms.* J. Asiat. Soc. Bengal, 28: 481-498.

Pilleri, G. 1966. *Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins, Platanista gangetica.* Rev. suisse Zool. 73: 113-118.

— 1970. *Observations on the behaviour of Platanista gangetica in the Indus and Brahmaputra Rivers.* In: *Investigations on Cetacea*, ed. by G. Pilleri Vol. II, p. 27-60, Berne.

— 1971. *Original description of the Gangetic dolphin, Platanista gangetica, attributed to William Roxburgh.* Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). (In the press.)

— and M. Gihr. 1970. *Brain-body weight ratio of Platanista gangetica.* In: *Investigations on Cetacea*, ed. by G. Pilleri. Vol. II, p. 80-82, Berne.

Roxburgh, W. 1801. *An account of a new species of Dolphins, an inhabitant of the Ganges.* Asiat. Res. 7: 170-174.

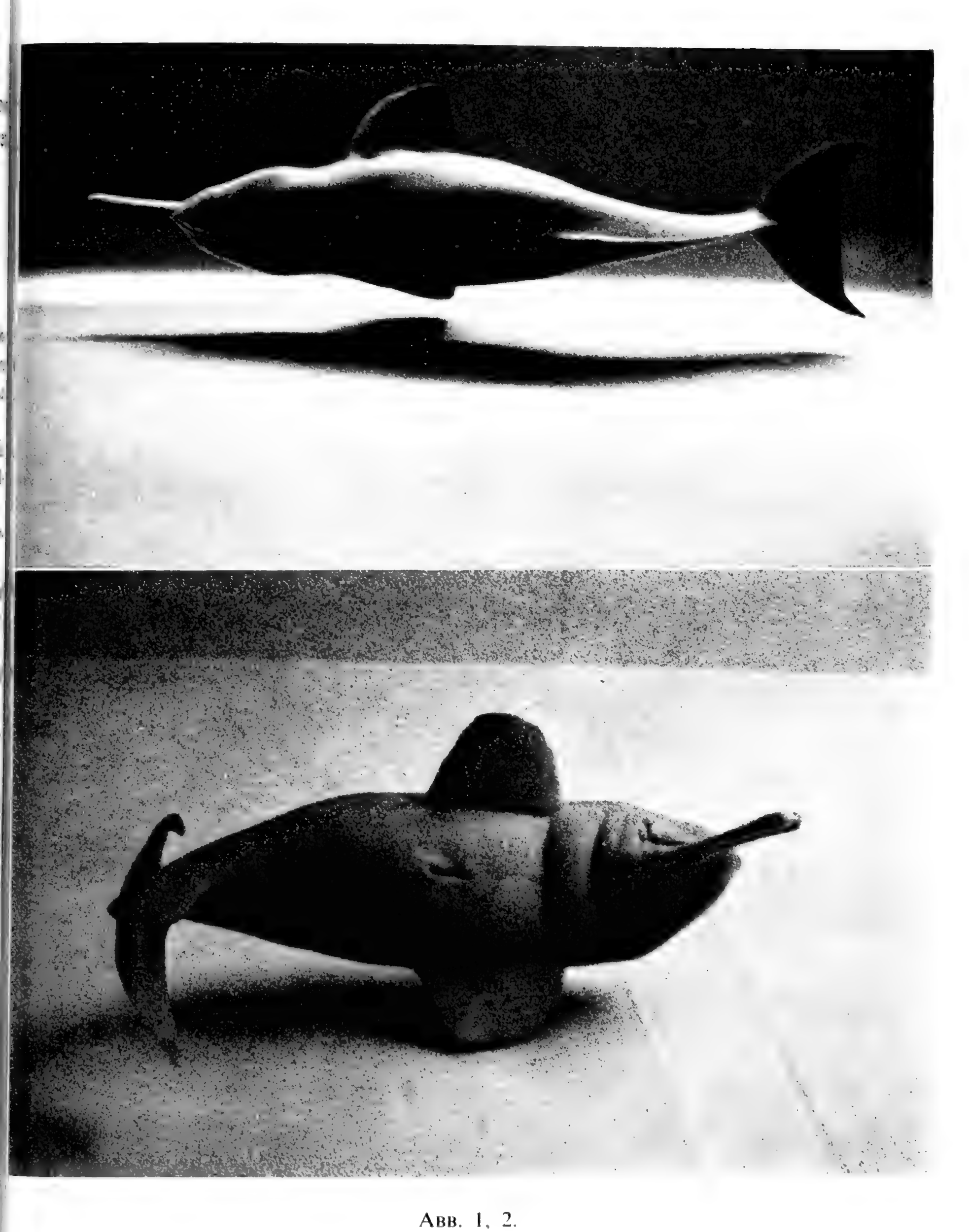


Abb. 1, 2.

Platanista indi, ♂, auf der Seite schwimmend im Delphinarium des Institutes aufgenommen. (Foto G. Pilleri, September 1970.)

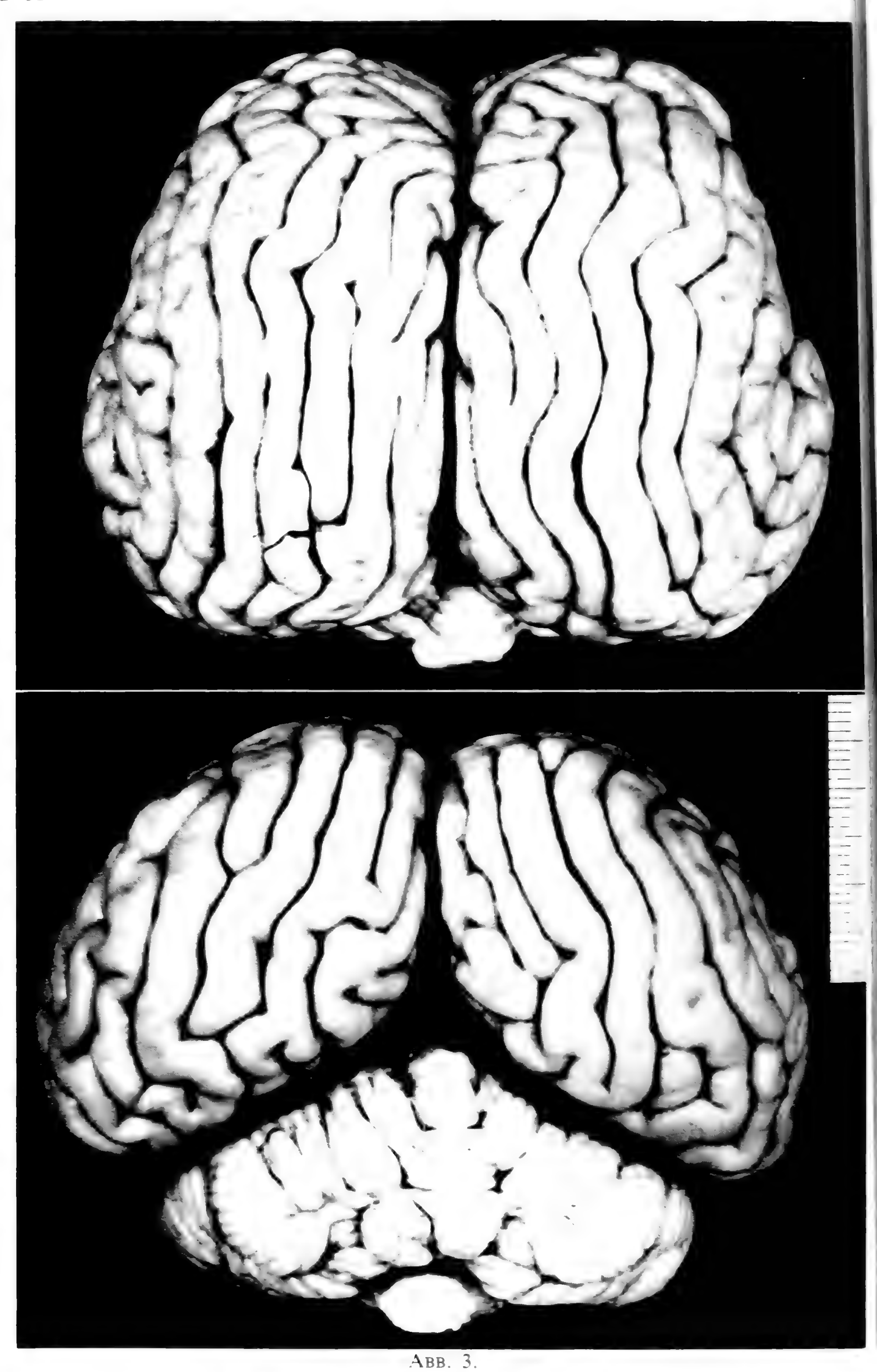


ABB. 3.
Dorsale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista indi* (Nr. 453).

ABB. 4.
Kaudale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista indi* (Nr. 457).

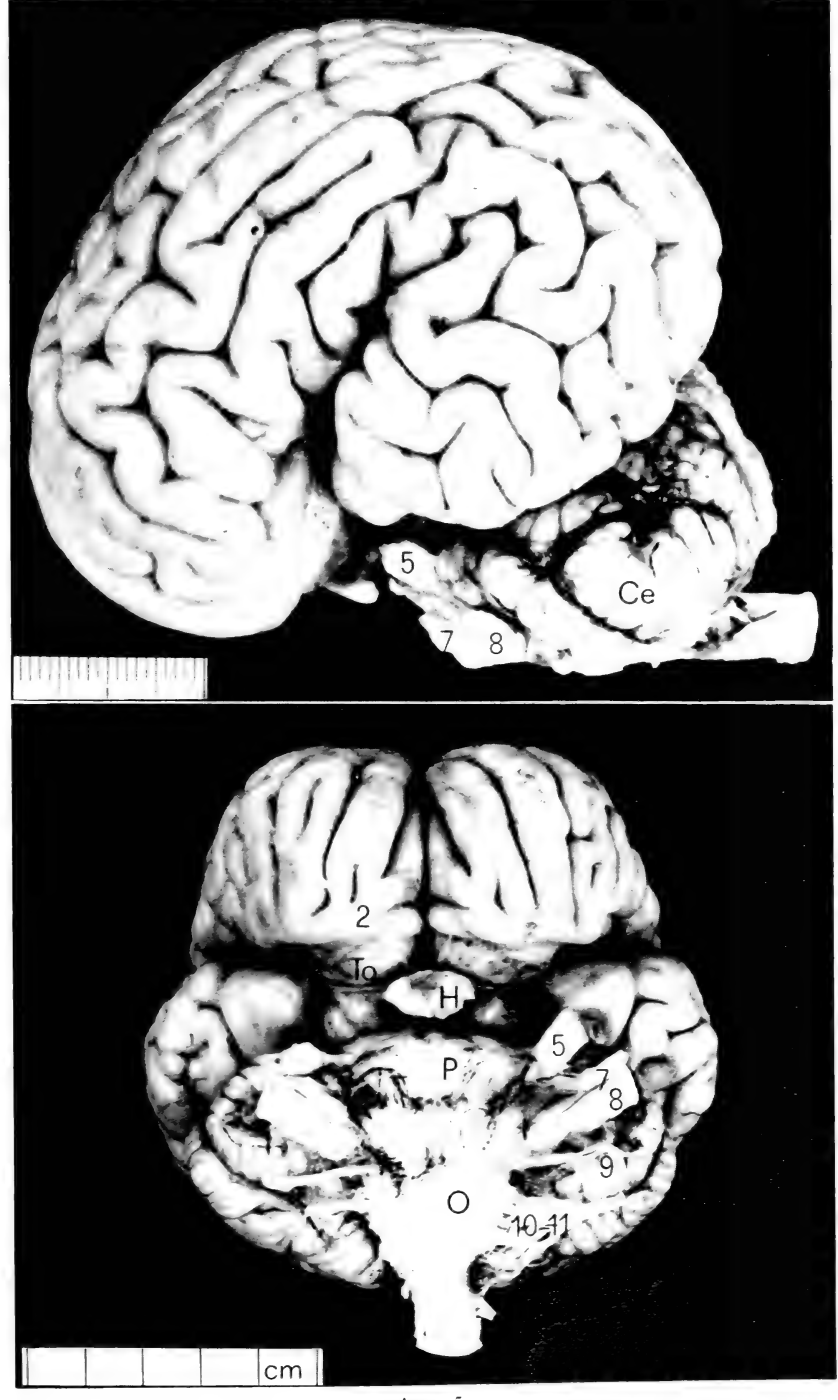


Abb. 5.

Laterale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista gangetica* (Nr. 464):
5, 7, 8 = Nervus trigeminus, facialis, acusticus; Ce = Cerebellum.

Abb. 6.

Basale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista gangetica* (Nr. 464):
2, 5, 7, 8, 9, = Nervus opticus, trigeminus, facialis, acusticus, glossopharyngicus;
10-11 = vagus, accessorius; H = Hypophyse; O = oliva inferior; P = Pons;
To = Tuberculum olfactorium.

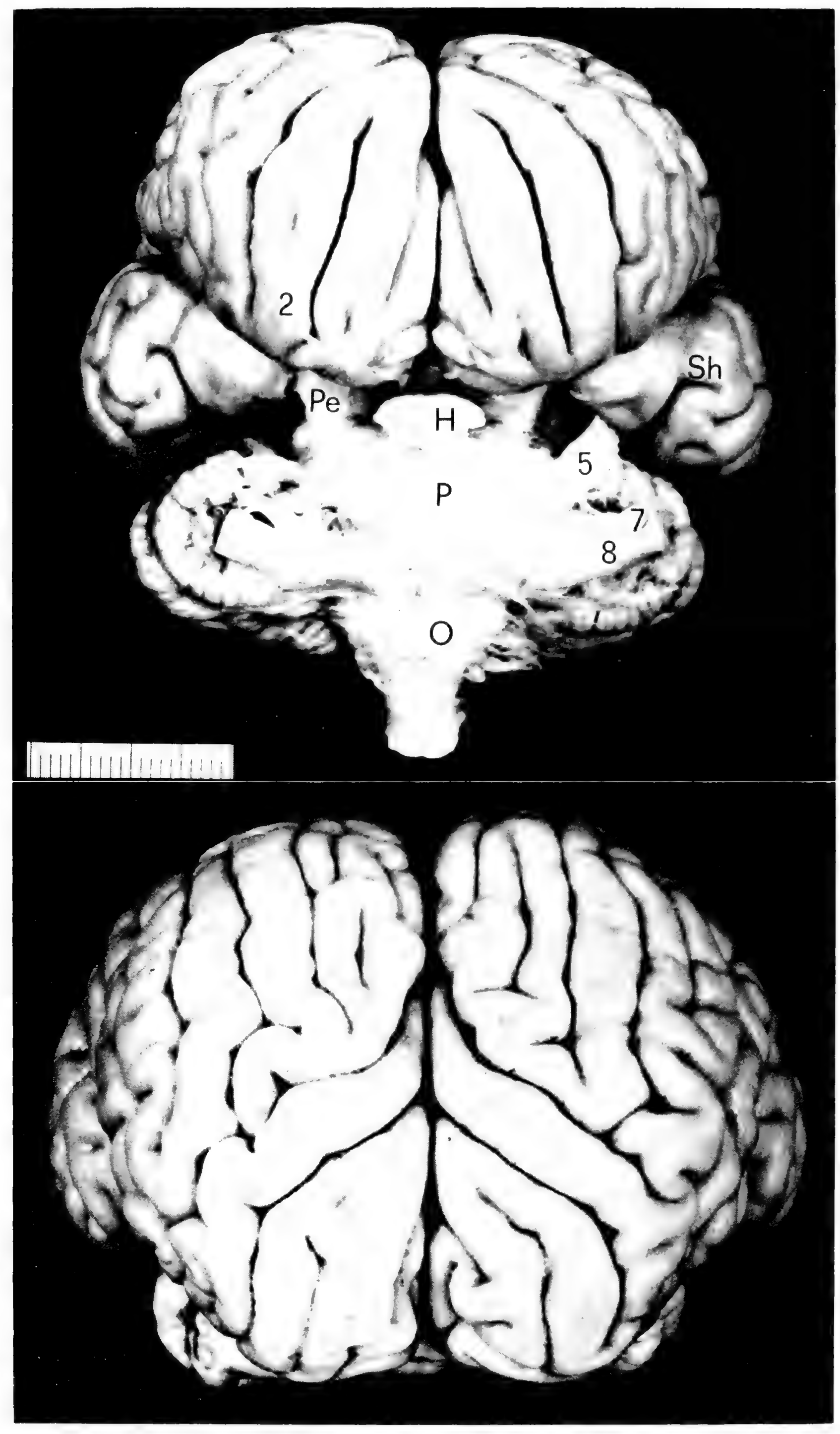


ABB. 7.

Rostro-basale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista gangetica* (Nr. 459):
2, 5, 7, 8 = Nervus opticus, trigeminus, facialis, acusticus; H = Hypophyse;
O = untere Olive; Pe = Pedunculus cerebri; Sh = Sulcus hippocampi.

ABB. 8.

Rostrale Aufnahme des Gehirnes von *Platanista indi* (Nr. 457).

ABB. 9.

Halbschematische Darstellung der Hirnbasis von *Delphinus delphis* (A) und *Platanista gangetica* (B).
Die an der Basis sichtbaren limbischen Strukturen sind schraffiert. 2 = Nervus opticus; C = Cerebellum; T = Lobus temporalis.

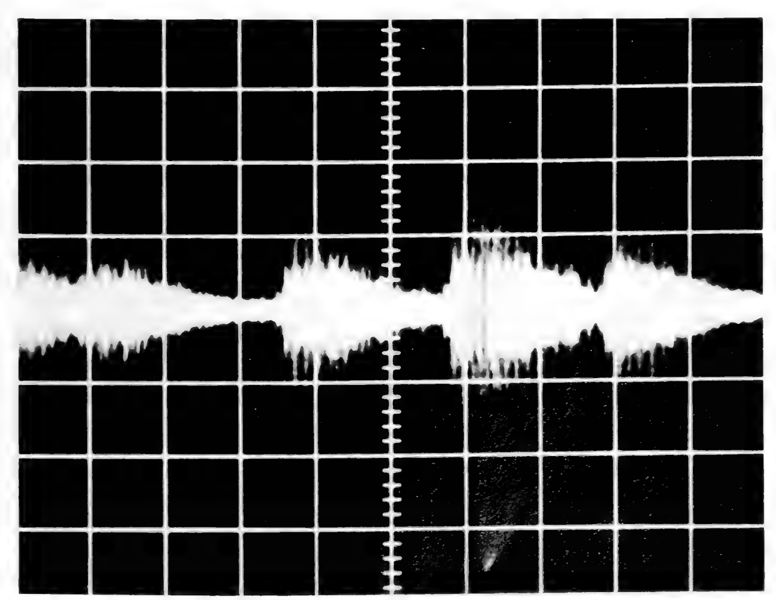
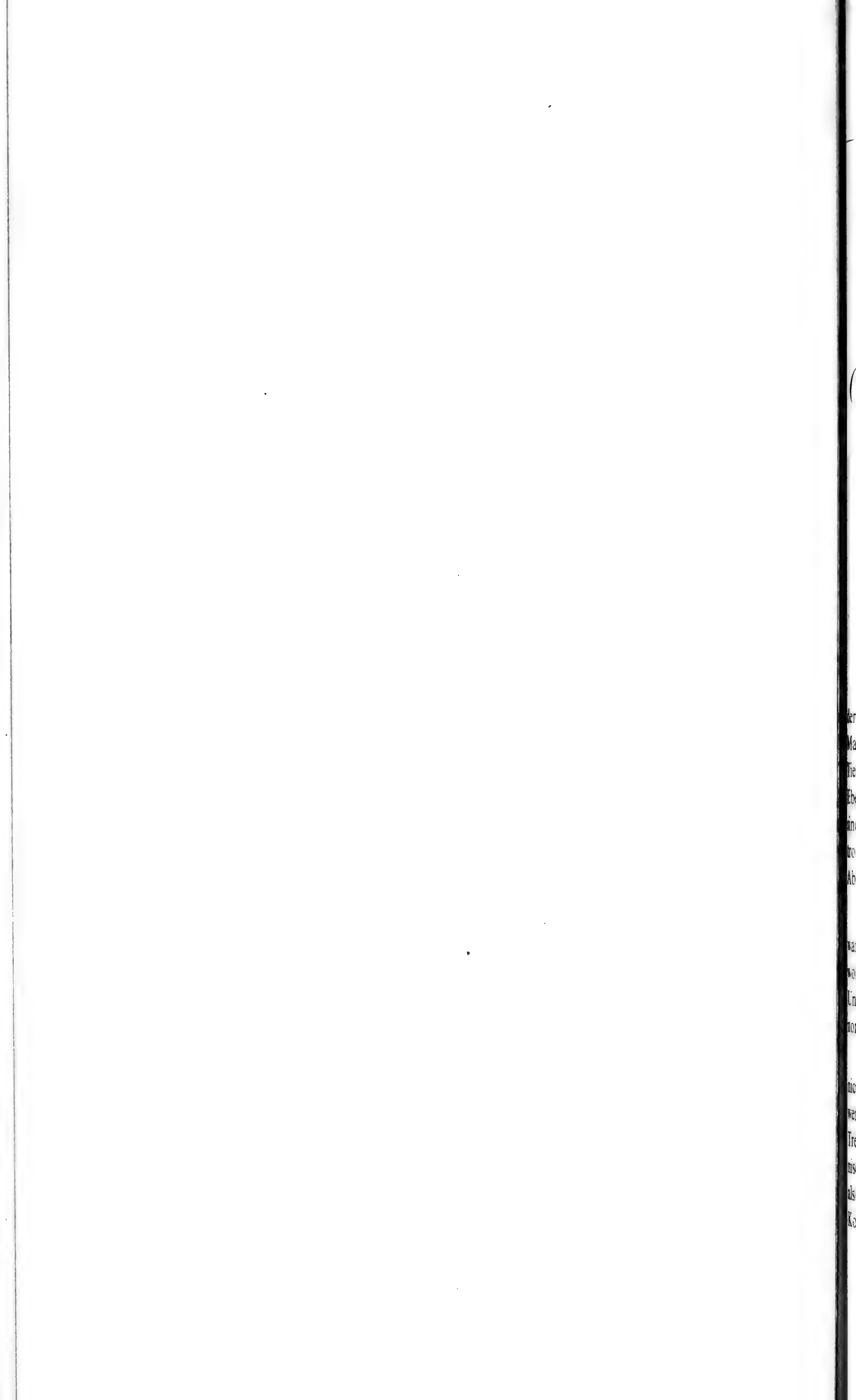


ABB. 10.

Oscillographische Aufnahmen der Sonarimpulse von *Platanista indi*, registriert in Gefangenschaft.
(LC-32 Transducer, Tektronix-storage-oszilloscope 564B, 0,01V, 20/ms)



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 43: 783-791 — Décembre 1971

Ein Beitrag zur Kenntnis der Formen von *Blanus cinereus* (Vandelli) *(Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae)*

von

Othmar STEMMLER
Naturhistorisches Museum Basel

Mit 2 Abbildungen

Als Bons, 1963, *Blanus cinereus* (Vandelli) in zwei Unterarten aufspaltete, deren eine — die Nominatform — Europa, die zweite — *Blanus cinereus mettetali* — Marokko bewohnt, musste er die Frage offen lassen, zu welcher Subspecies die Tiere des Rifgebietes nördlich der jungtertiären Senke, die sich von der Gharb-Ebene im Westen zur Ebene der untern Moulouya im Osten hinzieht, zu zählen sind. Wohl standen ihm vier Exemplare von Tanger zur Verfügung. Diese schienen trotz einiger intermediärer Merkmale doch eher der Nominatform zu entsprechen. Aber zwei Möglichkeiten waren in Betracht zu ziehen:

1. Die primitive europäisch-nordafrikanische Population von *Blanus cinereus* war durch die oben erwähnte jungtertiäre Senke südlich des Rif-Gebirges getrennt worden, und hatte sich in der Folge beidseits der Senke zu zwei selbständigen Unterarten entwickelt. Somit stünde der südmarokkanischen Form eine europäisch-nordmarokkanische gegenüber.

2. Da Bons die Exemplare von drei weitern nordmarokkanischen Fundorten nicht zur Verfügung standen, musste auch die Annahme in Betracht gezogen werden, dass erst der im Quartär erfolgte Einbruch der Strasse von Gibraltar eine Trennung der ursprünglichen Population bewirkt hatte. Dann stünde eine afrikanische Form einer europäischen gegenüber, und die Tiere von Tanger müssten als Angehörige einer rezent durch den regen Schiffsverkehr eingeschleppten Kolonie der Nominatrasse betrachtet werden.

Auch in einer weitern Arbeit über marokkanische Amphisbaenen (Bons & Saint Girons, 1963) konnte diese Frage nicht geklärt werden. Ebenso musste offen gelassen werden, auf welche Art und Weise sich *Blanus cinereus* fortpflanzt.

Im Folgenden soll versucht werden, aufgrund von Beobachtungen an lebenden Amphisbaenen, wie auch von Untersuchungen am Material des Naturhistorischen Museum Basel (MBS) und des Muséum d'Histoire naturelle de Genève (MHNG) — das in verdankenswerter Weise von Herrn Dr. V. Aellen zur Verfügung gestellt wurde — Antwort auf diese Fragen zu geben.

DAS MATERIAL

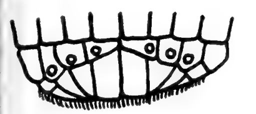
Blanus cinereus cinereus (Vandelli) 1797
11 Exemplare

MBS. 3828: SE-Spanien, Alicante, Ankauf 1880. — MBS. 16438-39: SW-Spanien, 10 km N von Merida, leg. E. Kramer, 13.5.1966. — MBS. 18459: N-Marokko, Lixus (bei Larache), leg. O. Stemmler, 10.7.1970, unter Bruchsteinen der römischen Ruinen auf Meereshöhe, Erdreich unter den Steinen feucht.

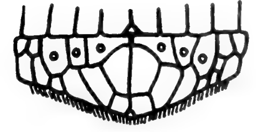
MHNG. 965.10: SW-Spanien, Hellin, Albacete, leg. C. Besuchet, 13.4.1959. MHNG. 980.24: Central-Spanien, Sierra de Guadarrama, leg. C. Besuchet, 13.4.1960. — MHNG. 1112.15: S-Spanien, Sierra de Maria, Almeria, leg. C. Besuchet, 20.5.1966. — MHNG. 1112.16: S. Spanien, Sierra de las Nieves, Malaga, leg. C. Besuchet, 31.5.1966. — MHNG. 1169.63: S-Portugal, Porto de Lagos, Algarve, leg. H. Coiffait, 1.4.1969. — MHNG. 1169.65: S-Portugal, Santa Barbara, Algarve, leg. H. Coiffait, 7.1969. — MHNG. 1169.64: N-Marokko, environs de Ouezzane, leg. H. Coiffait, 12.3.1968.

Blanus cinereus mettetali Bons 1963
8 Exemplare

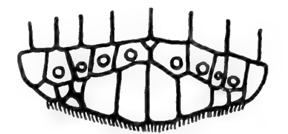
MBS. 12516: SW-Marokko, Mogador, leg. H. Hediger, 18.4.1933 (vergl. Hediger, 1935: 11). — MBS. 14087: S-Marokko, Sous-Tal, Hafaya-Wald bei Taroudannt, leg. C. Stemmler-Morath, 5.1948. — MBS. 17074: S-Marokko, Sous-Tal, Forêt d'Adémine, südl. MF., leg. O. Stemmler, 22.7.1965, unter Stein unter einem Arganierbaum, Untergrund feucht (vergl. Stemmler, c). — ♀OS/FNr. 013/70 (lebend): W-Marokko, 7 km S von Souk Douib, 23 km N von Sidi Smail (S von El-Jadida), leg. O. Stemmler, 11.7.1970, unter Stein auf trockenem, nur leicht mit Gras bewachsenem Sandboden, im gleichen Biotop: *Chalcides mionecton mionecton* (Boettger) 1874 und *Trogonophis wiegmanni elegans* (Gervais) 1835. — ohne Nummer: S-Marokko, Haut Atlas, NE von



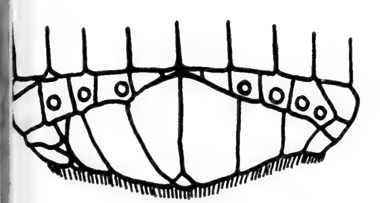
MBS·3828
Alicante



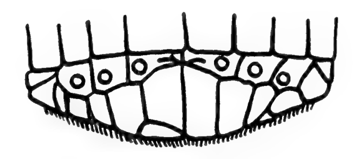
MHNG·1169·63
Algarve



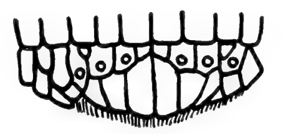
MHNG·1112·16
Malaga



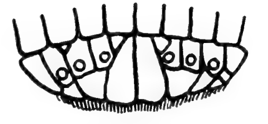
MHNG·980·24
S. Guadarrama



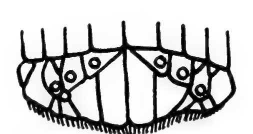
MHNG·1169·65
Algarve



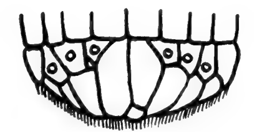
MBS·16438
Merida



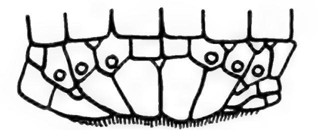
MBS·16439
Merida



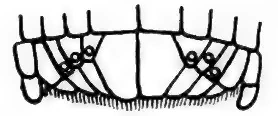
MHNG·1112·15
Almeria



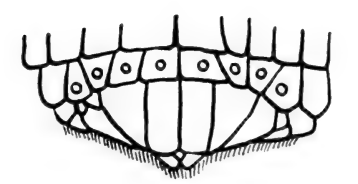
MHNG·965·10
Albacete



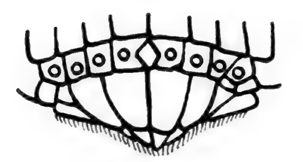
MBS·18459
Lixus



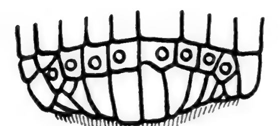
MHNG·1169·64
Ouezzane



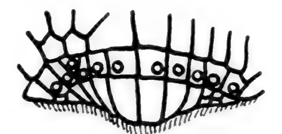
MHNG·1169·67
Oulmès



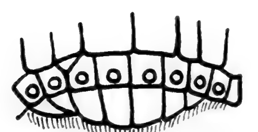
MHNG·1169·66
Oulmès



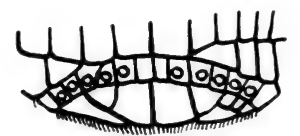
MHNG·1169·68
Rabat



MBS·12516
Mogador



MBS·14087
Sous-Tal



MBS·17074
Sous-Tal

Imi-n-Ifri, leg. O. Stemmler, 15.7.1965. unter Stein, Erdreich trocken (vergl. STEMMLER, b).

MHNG. 1169. 66-67: Marokko, Oulmès, leg. H. Coiffait, 25.3.1968. — MHNG. 1169. 68: W-Marokko, environs de Rabat, leg. H. Coiffait, 3. 1966.

DER BIOTOP

Vergleicht man die kurz gefassten Biotopangaben mit denen von BONS & SAINT GIRONS (1963:134), wonach Amphisbaenen in Marokko immer nur unter feuchtes Erdreich bedeckenden Steinen gefunden werden, so fällt einem sogleich der Widerspruch auf: Unter vier näher beschriebenen Fundorten von *Blanus cinereus* finden sich gleich zwei mit regelwidrig trockenem Untergrund. Dass diese Regel auch für *Trogonophis wiegmanni* Kaup 1830 nicht zutrifft, wurde bereits nachgewiesen (STEMMLER, 1970).

DER FORTPFANZUNGSMODUS

Das am Abend des 11.7.1970 bei kühlem Wind unter einem Stein, oberflächlich auf trockenem Sand ruhend, gefangene Tier (OS/FNr. 013/70) legte am 14.7.1970 ein einzelnes, gesundes, befruchtetes Ei im feuchten Sand des Transportsackes ab. Das bei 27 mm Länge nur 5,2 mm Durchmesser aufweisende Ei war weich- und sehr dünnhäutig, blass rosa gefärbt und besass einen starken Innendruck. Seine an sich geraden Seitenwände wurden dadurch in der Mitte schwach konvex aufgetrieben. Das Muttertier besass eine Länge von 170-180 mm (Lebendmass), dürfte also nach den Ergebnissen von BONS & SAINT GIRONS (1963: 125-126), ein sehr junges Weibchen von ca 2½ Jahren gewesen sein. Trotz aller Bemühungen gelang es leider nicht, das kostbare Ei auf der Reise am Leben zu erhalten. Die Hitze überwand alle Kühlvorrichtungen, das Ei starb ab und verpilzte völlig.

DIE METRISCHEN ERGEBNISSE

Zum bessern Verständnis der Abbildungen und der Tabelle mit den synoptisch geordneten metrischen Angaben der untersuchten Exemplare seien kurz die Unterschiede zwischen den beiden Unterarten von *Blanus cinereus* nach BONS und BONS & SAINT GIRONS (beide 1963) in Erinnerung gerufen:

Blanus cinereus cinereus besitzt zwei symmetrische Serien von Praeanalporen in der Zahl von 2+2 und 3+3. Diese sind oft getrennt durch die zwei verlängerten mittleren Analschilder, welche zwischen den Praeanalporen in Kontakt mit den Wirtelschuppen treten können. Zwischen Kopf und Kloakenöffnung zählt man 110-125 Wirtel (Durchschnitt 119,27) mit 28-32 Platten pro Wirtel (Durchschnitt

28,87), die durch eine medio-dorsale und zwei laterale Längsfurchen in drei Gruppen aufgeteilt sind. In Europa finden sich meist folgende Gruppierungen: 7 + 7 (dorso-lateral) /16 (latero-ventral) und 6+6/16.

Blanus cinereus mettetali besitzt meist eine ununterbrochene Serie von Praeanalporen in der Zahl von 4+4, 5+5 und 6+6. Die Analschilder haben keinen Kontakt mit den Wirtelschuppen. Zwischen Kopf und Kloakenöffnung zählt man 120-132 Wirtel (Durchschnitt 124, 86) (BONS, 1963: 100; BONS & SAINT GIRONS, 1963: 123). Bei der Beschreibung von *Blanus cinereus* geben diese Autoren (BONS & SAINT GIRONS, 1963: 121) allerdings die Maximalzahl von 134 Wirtelreihen für den Rumpf an. Pro Wirtel zählt man 28-36 Platten (Durchschnitt 32,37) mit den Formeln 7+7/18, 8+8/17, 8+8/19.

Die Abbildungen zeigen die Anordnung der Praeanalporen und der Analplatten der untersuchten Tiere. Es fehlen das noch lebende, mehrmals erwähnte Weibchen und das nicht vermessene nummernlose Tier aus Südmarokko. Man bemerkt, dass das wirklich singnifikante Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden *Blanus cinereus* — Formen die Anzahl der Poren ist, während die restlichen, sich in dieser Zone befindlichen Merkmale, nur bedingt zutreffen:

a) eine durchgehende Serie von Poren und dadurch von den Wirteln getrennte zentrale Analplatten bei MBS. 3828, MHNG. 1169. 63, MHNG. 1169. 65, MHNG. 1112. 16 (Bcm),

b) zwei durch eingeschobene Schuppen getrennte Serien von Poren, wodurch die Analplatten von den Wirtelschuppen getrennt sind bei MBS. 16438, MBS. 17074, MHNG. 980.24, MHNG. 1169.66 (vermischt Bcc/Bcm).

Wenn man die Anzahl der Wirtel auf dem Rumpf und dem Schwanz addiert (um die Auswirkung eventuell vorhandener Sexualdimorphismen in der Wirtelzahl zu eliminieren) erhält man Werte, die sich nur geringfügig überschneiden und daher ein klareres Unterteilen erlauben:

Blanus cinereus cinereus: 130-141 Wirtel auf Rumpf und Schwanz zusammen.
Blanus cinereus mettetali: 139-149 Wirtel auf Rumpf und Schwanz zusammen.

Ein Blick auf die Tabelle mit den metrischen Merkmalen der untersuchten Amphisbaenen unterstreicht das oben Angeführte. Die Variation in der Anzahl der Rumpfwirtel, vor allem aber diejenige der Schuppenformel ist so gross, dass mannigfache, z.T. sehr breite Ueberschneidungen selbst bei weit auseinander liegenden Fundorten vorkommen. Ja, wir können für die einzelnen Unterarten sogar neue Extremwerte beisteuern:

Blanus cinereus cinereus:
Anzahl der Wirtelschuppen = 28-32, neu = 28-**34**
Anzahl der Praeanalporen = 4-6, neu = 4-**8**.

Blanus cinereus mettetali:

Anzahl der Rumpfwirtel = 120-132 (134), neu = **119**-132 (134)

Somit kann abschliessend festgestellt werden, dass aufgrund des wirklich signifikanten Merkmales — nämlich der Anzahl der Praeanalporen — sowie unter Berücksichtigung der zusätzlichen Unterscheidungshilfen, die Tiere von Lixus und Ouezzane aus Nordmarokko eindeutig der Nominatform *Blanus cinereus cinereus* zugeordnet werden müssen. Somit stellen die Tiere von Tanger keine isolierte rezente Kolonie verschleppter spanischer Tiere dar. Daraus darf geschlossen werden, dass in Marokko nördlich der jungtertiären Senke (vom Gharb über die Enge von Taza bis zur untern Moulouya) *Blanus cinereus* durch seine Nominatrasse vertreten ist. Damit erhöht sich die Anzahl der autochthonen *Amphisbaenia* in Marokko auf vier Unterarten von zwei Arten und zwei Familien.

TABELLE

Nummer	*Poren*		*Wirtel*		*Schuppenformel*		*Herkunft*		*Totallänge*
MHNG.980.24	7	(Bcc)	119+20=139	(Bcc)	8+8/18=34	(Bcm)	C-Spanien	(Bcc)	191+25 mm
MBS.3828	6*	(Bcc)	120+21=141	(Bcc)	8+8/18=34	(Bcm)	SE-Spanien	(Bcc)	115+16 mm
MHNG.1112.15	6	(Bcc)	113+18=131	(Bcc)	7+7/16=30	(Bcc)	S-Spanien	(Bcc)	153+18 mm
MHNG.1112.16	8*	(Bcm)	112+18=130	(Bcc)	8+8/16=32	(Bcm)	S-Spanien	(Bcc)	165+21 mm
MBS.16438	6	(Bcc)	119+?	(Bcc)	7+7/16=30	(Bcc)	SW-Spanien	(Bcc)	Stummelschwanz
MBS.16439	6	(Bcc)	117+?	(Bcc)	8+8/18=34	(Bcm)	SW-Spanien	(Bcc)	Stummelschwanz
MHNG.965.10	6	(Bcc)	119+18=137	(Bcc)	7+7/17=31	(Bc)	SW-Spanien	(Bcc)	82+10 mm
MHNG.1169.63	6*	(Bcc)	116+18=134	(Bcc)	7+7/18=32	(Bcm)	S-Portugal	(Bcc)	88+10 mm
MHNG.1169.65	6*	(Bcc)	116+19=135	(Bcc)	7+7/18=32	(Bcm)	S-Portugal	(Bcc)	160+20 mm
MBS.18459	6	(Bcc)	126+18=144	(Bcm)	7+7/16=30	(Bcc)	N-Marokko	(Bc)	155+17,5 mm
MHNG.1169.64	6	(Bcc)	119+16=135	(Bcc)	6+6/16=28	(Bcc)	N-Marokko	(Bc)	146+18 mm
MHNG.1169.68	8*	(Bcm)	122+21=143	(Bcm)	7+7/17=31	(Bc)	S-Marokko	(Bcm)	132+19 mm
MHNG.1169.66	8(*)	(Bcm)	120+19=139	(Bcc)	7+7/16=30	(Bcc)	S-Marokko	(Bcm)	140+20 mm
MHNG.1169.67	8*	(Bcm)	127+22=149	(Bcm)	7+7/18=32	(Bcm)	S-Marokko	(Bcm)	109+15 mm
MBS.12516	11*	(Bcm)	122+21=143	(Bcm)	7+7/18=32	(Bcm)	S-Marokko	(Bcm)	141+20,5 mm
MBS.14087	8*	(Bcm)	125+19=144	(Bcm)	7+7/18=32	(Bcm)	S-Marokko	(Bcm)	160+19 mm
MBS.17074	10	(Bcm)	121+21=142	(Bcm)	8+8/20=36	(Bcm)	S-Marokko	(Bcm)	144+19 mm
OS/Fnr.013	10*	(Bcm)	119+21=140	(Bcc)	7+7/16=30	(Bcc)	S-Marokko	(Bcm)	170—180 mm

* = durchgehende Serie von Praeanalporen (Bcm); (Bcc) (Bcm) = Merkmal von *Blanus cinereus cinereus* respektive *Blanus cinereus mettetali.*

ZUSAMMENFASSUNG

Neunzehn *Blanus cinereus* von verschiedenen Fundorten des Verbreitungsgebietes (Europa, Nord-Marokko, Süd-Marokko) werden beschrieben. Die Unterscheidungsmerkmale zwischen den beiden Rassen werden diskutiert und die Modifikation eines derselben empfohlen. Nordmarokko wird von einer autochthonen Population von *Blanus cinereus cinereus* besiedelt, wie aufgrund der Untersuchung von zwei neuen nordmarokkanischen Exemplaren geschlossen werden darf. Die Kolonie von Tanger stellt somit bestimmt kein isoliertes Vorkommen rezent eingeschleppter spanischer Tiere dar.

Marokkanische *Amphisbaenia* werden auch in Biotopen mit, selbst unter Steinen, trockenem Untergrund gefunden. Ein am 11.7.1970 in Südmarokko gefangener *Blanus cinereus mettetali* legte am 14.7.1970 ein befruchtetes Ei ab, das leider nicht ausgebracht werden konnte. *Blanus cinereus mettetali* ist also *ovipar*.

Résumé

Dix neuf *Blanus cinereus* provenant de diverses localités de l'aire de répartition (Europe, Nord du Maroc, Sud du Maroc) sont décrits. Les critères de différentiation entre les deux races sont discutés et il est proposé de modifier l'un deux. On peut conclure d'après l'examen de deux nouveaux exemplaires du Nord du Maroc que cette région est occupée par une race autochtone de *Blanus cinereus cinereus*. La colonie de Tanger n'est donc certainement pas le résultat d'une introduction récente d'animaux provenant d'Espagne.

Les Amphisbaenia marocains se trouvent aussi dans des biotopes où le sol est sec même sous le pierres. Un individu de *Blanus cinereus mettetali* capturé dans le Maroc du Sud a pondu un œuf fécondé. *Blanus cinereus mettetali* est donc vivipare.

Symmary

Nineteen *Blanus cinereus* are described from different localities of the distribution area of the species (Europe, Northern Morocco, Southern Morocco). The distinguishing criteria for both subspecies are discussed and the modification of one of them is recommended. The study of two new specimens form North Morocco show that this regions is populated by an autochtonous race of *Blanus cinereus cinereus*. The colony in Tangier then is not a result of a recent introduction of animals from Spain.

In Morocco, Amphisbenia are also found in biotopes where the soil is dry even under stones. A *Blanus cinereus mettetali* caught in Southern Morocco laid a fertilized egg three days later, which shows that this subspecies is oviparous.

LITERATUR

Bons, J. 1963. *Note sur Blanus cinereus (Vandelli) description d'une sous-espèce marocaine: Blanus cinereus mettetali ssp. nov.* Bull. Sos. Sci. nat. phys. Maroc 43 (2): 95-107 Abb.

— et H. Saint Girons. 1963. *Ecologie et cycle sexuel des Amphisbéniens du Maroc.* Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 43 (3): 117-170 Abb.

GANS, C. et G. PASTEUR. 1962. *Notes on the Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 4. The Type Locality of Amphisbaenia elegans Gervais.* Herpetologica 18 (1): 9-11.

HEDIGER, H. 1935. *Herpetologische Beobachtungen in Marokko.* Verh. naturf. Ges. Basel 46: 1-49.

STEMMLER, O. 1970. *Beobachtungen an marokkanischen Schachbrettschleichen, Trogonophis wiegmanni Kaup 1830 (Amphisbaenia, Trogonophidae).* Aquarien Terrarien, 17 (10): 343-347, Abb., Leipzig, Jena, Berlin.

— *Herpetologische Beobachtungen in Marokko XIV: Die Gegend von Imi-n-Ifri (Haut Atlas).* Aqua Terra. (Im Druck.)

— *Herpetologische Beobachtungen in Marokko XIII: In den Arganier-Wäldern des Sous-Tales.* Aqua Terra. (Im Druck.)

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 44: 793-805 — Décembre 1971

Die Wirkung von Nestmaterial auf das Nestbauverhalten des dreistachligen Stichlings *(Gasterosteus aculeatus)*[1]

von

E. SCHÜTZ und B. TSCHANZ
Zoologisches Institut der Universität Bern

Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen

EINLEITUNG

Stichlinge wandern im Schwarm vom Winterquartier (Meer oder See) her zum Brutgebiet (seichte Wasserstellen). Hier bilden die Männchen ein Territorium, bauen darin ein Nest, führen zu ihm hin Weibchen zum Ablaichen, betreuen während kurzer Zeit die Brut und schwimmen anschliessend zurück ins Wintergebiet.

Ueber die Abhängigkeit des Verhaltens der Stichlingsmännchen von innern und äussern Faktoren liegen bereits zahlreiche Untersuchungen vor. Besonderes Interesse fanden vorallem die Wirkung männlicher Artgenossen auf die Nestortwahl und die Territoriumsbildung (van den ASSEM, 67; JENNY, 69), das Zusammenspiel von Männchen und Weibchen während der Balz und Eiablage (TINBERGEN, 47; van IERSEL, 53) und der Einfluss der sich entwickelnden Brut auf das Verhalten des Männchens (van IERSEL, 53; SEVENSTER-BOL, 62). Dagegen wissen wir noch wenig, in welchem Zusammenhang ökologische Faktoren, wie Eigenschaften des Wassers, des Lichtes (BAGGERMANN, 57), des Bodens, der Pflanzen als raumteilende

[1] Mit Unterstützung des Schw. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Objekte und als Nestmaterial, des Futters zu Nestortwahl und Nestbau de Stichlingsmännchen (van den ASSEM, 67; JENNY, 69) stehen. Zur Klärung eine Ausschnittes aus dem ganzen Fragenkomplex wird hier untersucht, wie Nest material das Nestbauverhalten der Stichlinge beeinflusst.

MATERIAL UND METHODE

Durch Haltung unter Winterbedingungen (Wassertemperatur 7-8° C 8 Stunden Belichtung, pro 300 Liter Durchlaufbecken 100—200 Tiere, Bode ohne Sand) kann man die Nestbautätigkeit der Stichlingsmännchen verzögern Dies ermöglicht, mit den Tieren ausser Frühling und Sommer auch im Herbs und Winter zu experimentieren.

Damit sich die Fische vor Versuchsbeginn in guter Fortpflanzungsstimmun befinden, kommen sie 3—4 Wochen, bei einer Wassertemperatur von 17—19° (und bei 16 Stunden Tageslicht in 300 Liter Durchlaufbecken (ca. 50—100 Tiere ohne Sandgrund. Täglich einmal erhalten die Stichlinge Tubifex oder Chironomus larven als Futter.

Zum Versuch dienen drei Asbestbecken ($60 \times 34 \times 35$ cm^3, vorne ein Glasfläche). Aus dem Gesellschaftsbecken fängt man mit einer „Glaspfeife" dre gleichwertige Männchen (deutliche Rotfärbung; verfolgen und beissen vo Artgenossen) und setzt in die drei Versuchsbecken je eines ein. Der Aussenraun der drei Becken wird in einer Distanz von drei Metern mit einer grau-grünen Wan abgegrenzt. Durch eine Spalte dieser Wand beobachtet man die drei Fische nac dem Einsetzen (zwischen 10.00 und 11.00 Uhr) während 4—5 Stunden und proto kolliert mit einem Vielfachschreiber (20 Kanäle) die Handlungen, welche in de untersuchten Fortpflanzungsabschnitten häufig auftreten und im folgende beschrieben werden als:

PHASENSPEZIFISCHE HANDLUNGEN

Nach dem Einsetzen in ein Einzelbecken schwimmen die Männchen meis zuerst kürzere oder längere Zeit an der Glaswand auf und ab, genannt Flattern Danach legen die Tiere kürzere, geradlinigere Strecken zurück und wende häufiger. Die Bodenfläche und das Nestmaterial werden vermehrt fixiert Stillstand von mindestens einer Sekunde, die Körperachse auf das Objekt gerichte (Neigungswinkel zur Bodenfläche mindestens 30°). An vereinzelten Stelle stochert der Fisch mit der Schnauze im Sand, oft nimmt er davon etwas auf un

puckt ihn sofort wieder aus. Selten nimmt er etwas Nestmaterial auf, trägt es mher, lässt es wieder fallen oder stösst es irgendwo in den Sand. Nach diesem bschnitt der *Anpassung* schiebt der Stichling in Schräglage (Neigungswinkel leiner als beim Fixieren) die Schnauze in den Boden. Mit einer Saugbewegung ebt er *Sand aus*, schwimmt (oft mit durchgebogenem Rücken) weg und puckt ihn an einer beliebigen Stelle aus. Richtung und Distanz des Wegtrans-ortes können variieren: Zu Beginn des Aushebens wird der Sand oft nur wenige entimeter weit weggetragen, später bis über 30 cm. Bald einmal hebt der Fisch ur noch an einem bestimmten Ort Sand aus; die so entstehende Nestgrube vird nur noch von einer Seite her angeschwommen wie auch das später entstehende Nest.

Während des Sandaushebens beginnt die Suche nach Nestmaterial. Hie und la wird etwas Nestmaterial mit der Schnauze aufgenommen, offenbar geprüft van Iersel, 53) und wieder fallen gelassen. Nach einiger Zeit aber schwimmt der isch, einige Fäden in der Schnauze tragend, geradlinig zum Nest und stösst das Material in der Nestgrube in ihren untern hintern Rand oder lässt es einfach über hr fallen.

Spätestens zu Beginn des *Eintragens von Nestmaterial* oder oft schon twas früher, setzt das *Leimen* ein. Der Fisch schwimmt mit zitternden Schwanz-bewegungen knapp über den Grund bzw. über das entstehende Nest und sondert in Nierensekret ab (van Iersel, 53). Diese klebrige Substanz verkittet das Nestmaterial (Wunder, 30; van Iersel, 53; Schindler, 63). Ausser der Abgabe lieses Sekretes dienen auch häufige und intensive *Stopfbewegungen* mit der Schnauze der Befestigung des Nestmaterials. Stopfen geht gegen Ende des Nestbaues oft in Bohren über: Mit dem Kopf formt der Stichling den Nesteingang.

Manchmal schiebt er den Kopf ins Nest, vorallem an den Randzonen und saugt Sand durch das Nestmaterial. Dieses Aufsaugen trägt dazu bei, das Nest zu verankern. Gegen Ende des Nestbaues hebt der Fisch vereinzelt irgendwo *Sand auf*, schwimmt geradlinig zum Nest und spuckt ihn dort häufig über dem Nestrand (bei losem Nestmaterial) und Nesteingang aus (van Iersel sieht darin, verbunden mit dem Leimen, eine Verstärkung des Einganges).

Mit Ausnahme von Flattern protokollieren wir die genannten Handlungen mit Ortsangabe (Sandfläche in 8 Beobachtungsquadrate geteilt). Anschliessend stellen wir an Hand der Protokolle (Papierrollen) die Häufigkeit pro 10 Minuten von Flattern, Fixieren, Sand ausheben, Nestmaterial eintragen, Leimen, Stopfen und Sand aufheben fest. Aus dem Nestbau des Fisches Nr. 95 (Abb. 1) ist ersichtlich:

Flattern (der Fisch war schon von Anfang an im Abschnitt des Anpassens) und Sand aufheben fehlen. Das Kurvenbild der übrigen Handlungen lässt drei Abschnitte (mit fliessenden Uebergängen) erkennen: In der ersten halben Stunde häufiges *Fixieren* der Bodenfläche (Anpassung); in den zwei folgenden Stunden

zunehmende Anzahl von Sandausheben (bei 1 Stunde 40 Minuten ein Maximur von 65 mal pro 10 Minuten), nach zwei Stunden und 30 Minuten jedoch deutlich Abnahme. Im dritten Abschnitt treten Nestmaterial eintragen, Leime und Stopfen mit zunehmender Häufigkeit auf.

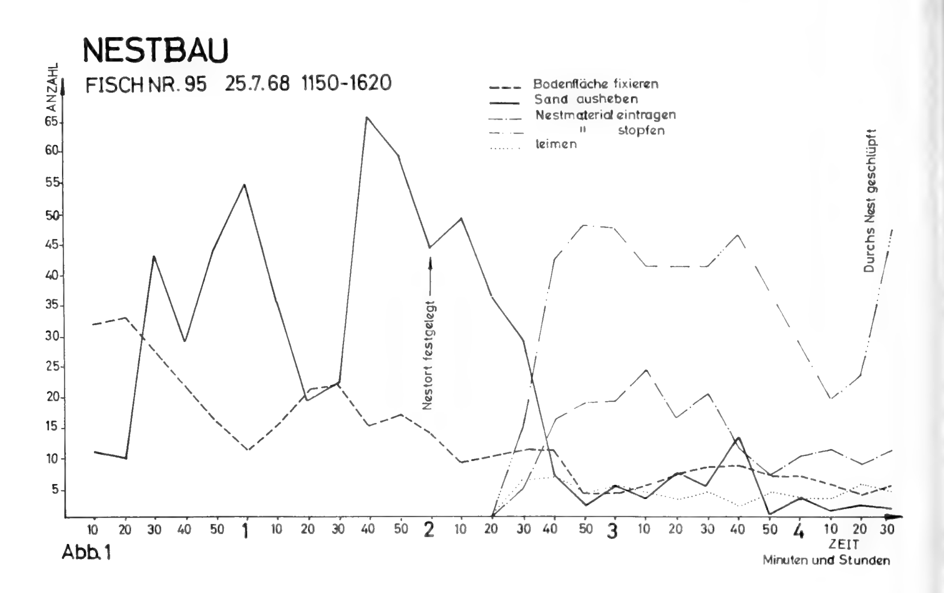


Abb. 1

Bestimmte Handlungen treten also nach Einsetzen der Stichlinge in di Versuchsbecken bis gegen Ende des Nestbaues in zeitlich aufeinanderfolgende Abschnitten (Phasen) gehäuft auf.

Zu fragen ist nun, ob innere oder äussere Faktoren das Auftreten und di Abfolge phasenspezifischer Handlungen bestimmen und wie die Faktore wirken.

Wir untersuchen, welchen Einfluss Anwesenheit oder Fehlen von Nestmaterial haben.

WIRKUNG VON NESTMATERIAL

In den drei erwähnten Versuchsbecken befindet sich am Boden eine ebene Sandfläche, im hintern Teil, daraufgelegt, eine Glasplatte von 10×60 cm².

Becken C: Ohne Nestmaterial, Kontrollreihe.

» D: Nestmaterial nur optisch erfassbar: gleichmässig verteilt zwischen zwei Glasplatten zusammengepresst.

» E: Nestmaterial vorhanden: gleichmässig auf der Glasplatte verteilt ebenso flach wie in Becken D.

Als Nestmaterial dienen pro Versuchsbecken ca. 1200 graue, einen Tag ewässerte, 4 cm lange, gezwirnte Baumwollfäden.

Für die Versuchsreihe verwenden wir pro Becken 10 Tiere, insgesamt also 0. Die Fische verbleiben 24 Stunden im Versuchsbecken; danach stellen wir est, ob ein Nest bzw. eine Nestgrube vorhanden ist.

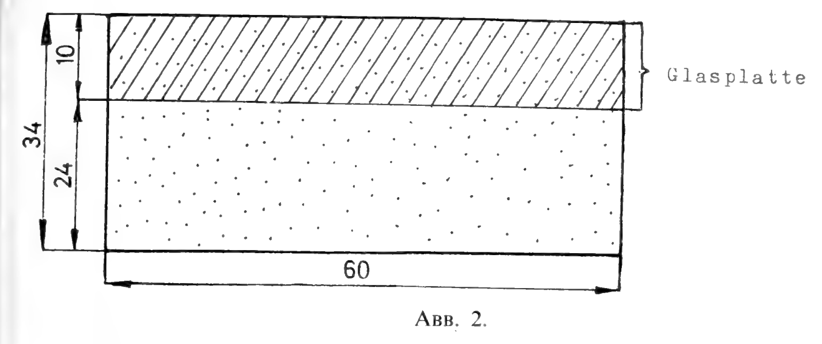


ABB. 2.

Grundriss eines Beckens.

ERGEBNISSE

. *Flattern:*

Betrachten wir zuerst die Zeiten von Flattern in Tabelle 1.

TABELLE 1

Zeiten von Flattern

Versuchsnummer	Becken C Ohne Nestmaterial		Becken D Nestm. nur sichtbar		Becken E Mit Nestmaterial	
	Fisch Nr.	Flatterzeit	Fisch Nr.	Flatterzeit	Fisch Nr.	Flatterzeit
3.1.	64	5′ 46″	65	4′ 20″	66	0
3.2.	67	0	68	41″	69	0
3.3.	70	07″	71	0	72	0
3.4.	73	40′ 00″	74	19′ 01″	75	0
3.5.	76	10′ 56″	77	8′ 58″	78	0
3.6.	79	0	80	7′ 51″	81	0
3.7.	82	0	83	0	84	0
3.8.	85	3 h. 33′ 03″	86	12′ 17″	87	26″
3.9.	88	53′ 57″	89	1 h. 12′ 06″	90	1 h. 02′ 45″
3.10.	91	2 h. 58′ 26″	92	47′ 10″	93	12′ 58″
Durch = schnitt (10 Tiere)		49′ 26″		17′ 13″		7′ 37″

Tab. 1 zeigt, dass Stichlinge ohne Nestmaterial im Becken C am längsten, mit nur unter einer Glasplatte sichtbarem (D) und mit wegtragbarem Material (E) am kürzesten flattern.

Eingangs haben wir gezeigt, dass ein Stichling in einem Becken dann als angepasst gilt, wenn er unter anderm nicht mehr flattert. Aus Tab. 1 ergibt sich demnach, dass sich Fische in Becken mit Nestmaterial rascher anpassen als in solchen ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial.

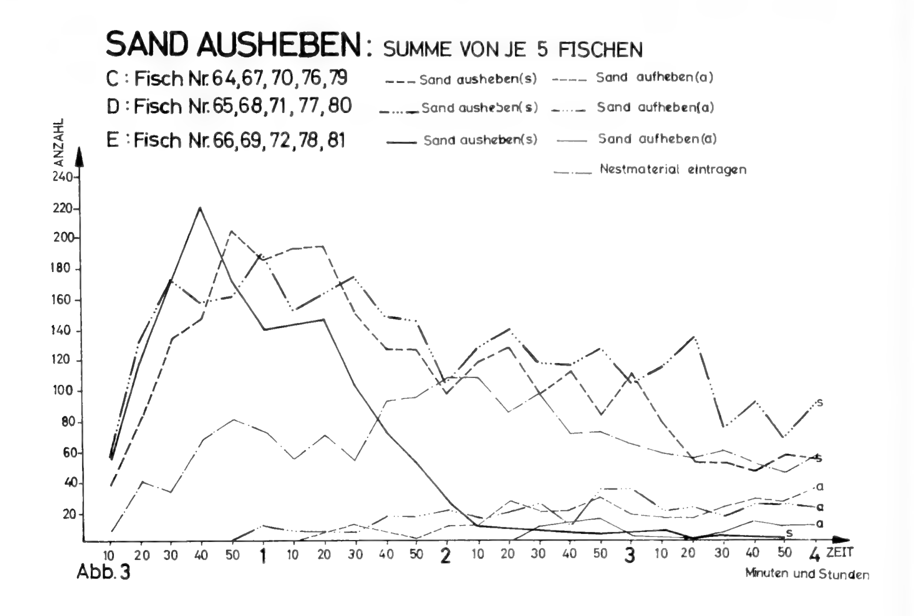


Abb. 3

b. *Sandausheben :*

In den Becken C und D (ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial) beginnt der grössere Teil der Fische nach einer bestimmten Zeit ebenfalls mit Sandausheben, meistens aber etwas später als im Becken E (mit Nestmaterial). In der Intensität und in der Dauer des Aushebens treten aber beträchtliche Unterschiede auf. Abb. 3 zeigt die Summe des Sandaushebens von je 5 Fischen der Becken C, D und E. (Die übrigen 5 Fische der Becken C und D hoben keinen oder nur wenig Sand aus; berücksichtigte man auch diese Tiere, so käme das Resultat noch eindeutiger zu Gunsten des Beckens E heraus.)

Die Fische im Becken E erreichen das Häufigkeitsmaximum des Sandaushebens nach 40 Minuten, diejenigen in den Becken C und D erst nach rund einer Stunde. Die Häufigkeit des Aushebens sinkt im Becken E rasch ab und verbleibt während der zwei restlichen Stunden auf niedrigem Werte; in den Becken C und D nimmt sie nur allmählich ab. Fische ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial heben v i e l l ä n g e r Sand aus als solche mit Nestmaterial (nach

KOLOMOGROV-SMIRNOV $P<0{,}01$); zwischen Becken C und D können wir keinen wesentlichen Unterschied erkennen ($P>0{,}05$).

Greifbares Nestmaterial stimuliert demnach die Stichlinge zum Sandausheben und verkürzt die Dauer dieser phasenspezifischen Handlung.

. *Festlegung der Nestorte:*

Definition: Aus dem Material von 80 Nestbauprotokollen konnten wir folgendes finden (unter Einschluss der Spezialfälle trifft die Definition in 100% zu;

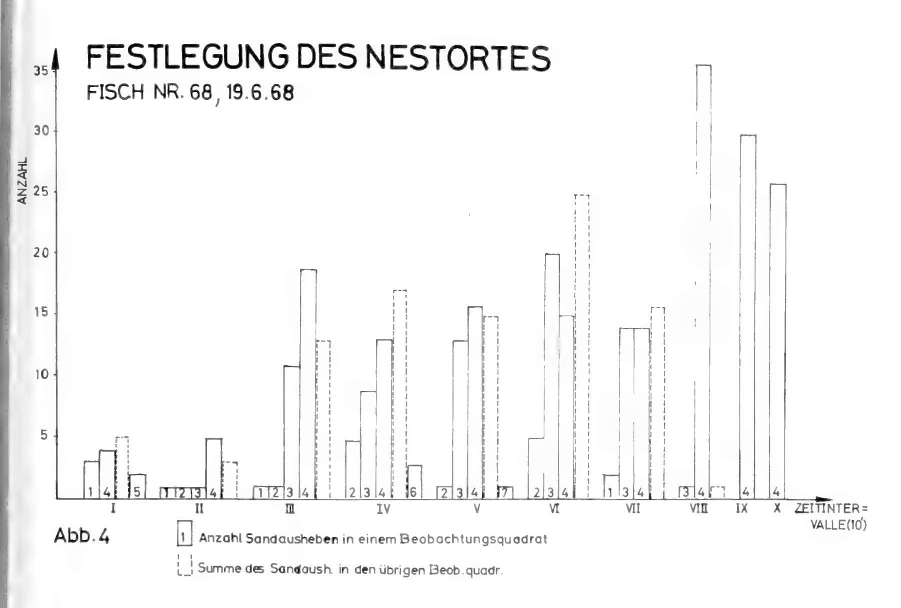


Abb. 4

Bodenfläche, wie schon erwähnt, in 8 Beobachtungsquadrate 15×15 cm², ohne Markierung, eingeteilt):

Ein Nestort ist dann festgelegt, wenn der Stichling dreimal während je 10 Minuten in einem der 8 Beobachtungsquadrate mindestens doppelt so häufig Sand aushebt (mindestens 20 mal pro 10 Minuten) als die Summe des Aushebens in den übrigen Quadraten.

Am Beispiel von Abb. 4 wollen wir diese Definition noch näher erläutern: Die Säulen mit durchgezogenen Linien geben Anzahl Sandausheben in je 10 Minuten in den einzelnen Beobachtungsquadraten wieder. Im Quadrat 4 liegt der spätere Nestort. Die Säulen mit gestrichelten Linien stellen die Summe des Sandaushebens in den Quadraten 1, 2, 3, 6 und 7 dar (also ohne Quadrat 4, in 5 und 8 wurde nichts ausgehoben). Nach Definition ist der Nestort am Ende des 10. Zeitintervalles festgelegt (nur in den 3 letzten Intervallen wird das erwähnte Kriterium der Definition erreicht).

Spezialfälle treten selten auf (von den 80 Nestbauten 8):

a. Der spätere Nestort kommt auf die Grenze von Beobachtungsquadraten zu liegen. Hier summiert man die Häufigkeit des Aushebens in diesen Quadraten und vergleicht sie nach Definition mit der Aushebesumme in den übrigen Quadraten.

b. Selten setzt ein Fisch kurz nach Beginn des Aushebens schon mit Nestmaterialeintragen ein (siehe Abb. 5, Fisch Nr. 72). Im Beobachtungsquadrat mit

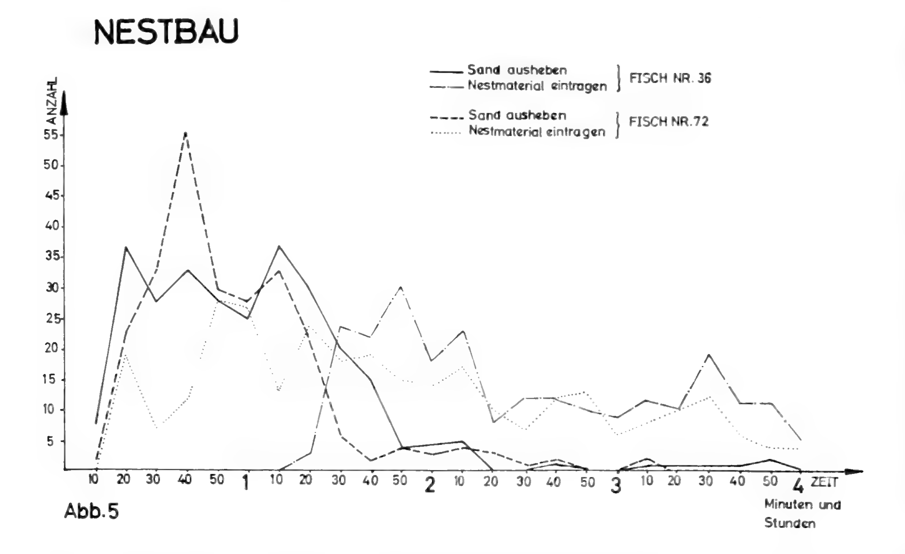


Abb. 5

dem spätern Nestort, wird an Stelle der Anzahl Sandausheben die des Eintragens gezählt (in 10 Minuten mindestens 10 mal), da die Anzahl des Sandaushebens dort oft unter 20 sinkt pro 10 Minuten.

Nach Abb. 6 legen von je 10 Fischen im Becken E neun, im Becken D acht und im Becken C vier während der Beobachtungszeit (4 Stunden) den Nestort fest.

Die grösste Differenz tritt zwischen den Becken E und C auf: In neun von zehn Fällen wird mit Nestmaterial der Nestort früher festgelegt als ohne Nestmaterial ($\chi^2 = 12{,}9$; $P < 0{,}001$). Vergleichen wir die Gruppe E mit D, zeigt sich, dass mit Nestmaterial in sieben von zehn Versuchen der Nestort früher festgelegt wird als mit nur sichtbarem Nestmaterial (bei je zwei Fischen, Nr. 71,74 und 72,75, gleichzeitige Festlegung; $\chi^2 = 7{,}2$; $0{,}01 > P > 0{,}001$). Zwischen C und D lassen sich die Unterschiede statistisch nicht sichern.

Mit Nestmaterial legt also der Stichling den spätern Nestort früher fest als ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial.

Nach rund einer Stunde, von Versuchsbeginn an, heben die Fische in den Becken C und D auch Sand auf und spucken ihn über der Nestgrube aus (Abb. 5). Diese Handlung kann funktionell mit Aufnehmen und Eintragen von Nest-

material verglichen werden, da der Fisch nach dem Sandausspucken in den meisten Fällen leimt. Im Becken E heben die Fische nach 2 Stunden 20 Minuten auch etwas Sand auf und tragen ihn zum Nest (siehe Seite 795).

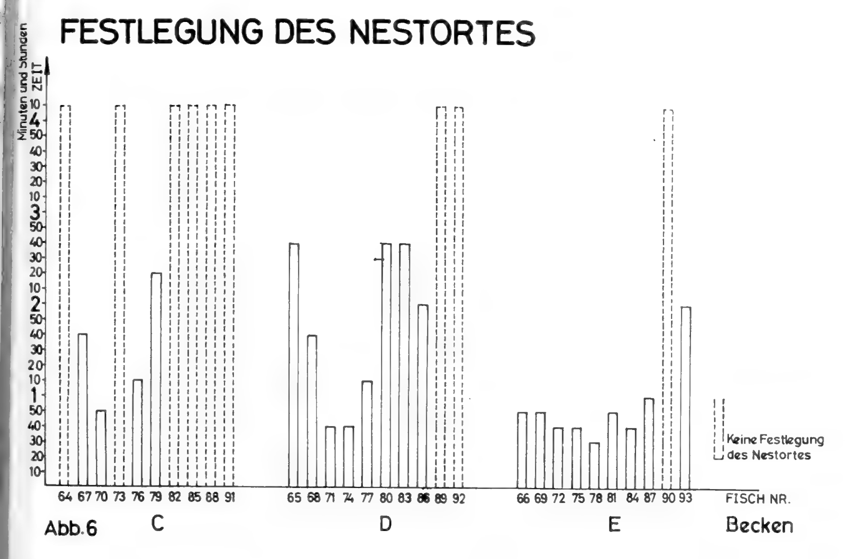


Abb. 6

1. *Nestbau nach 24 Stunden :*

24 Stunden nach Versuchsbeginn stellen wir fest, ob ein Nest gebaut wurde oder nicht. Die beschriebene und zwei weitere Versuchsreihen (gleiche Probleme, aber mit verschiedenartiger Versuchsanordnung) ergeben folgende Zusammenstellung (Tab. 2):

TABELLE 2

Nestbau nach 24 Stunden

Versuchsreihe	Anzahl Tiere	Becken C Ohne Nestmat. Nestbau		Becken D Nestm. nur sichtb. Nestbau		Becken E Mit Nestmat. Nestbau	
		+ %	— %	+ %	— %	+ %	— %
1.1.-1.10	10	60	40	80	20	100	0
2.1.-2.10	10	50	50	80	20	80	20
3.1.-3.10	10	70	30	90	10	100	0
Durchschnitt		60	40	83,3	16,7	93,3	6,7
Anzahl Tiere		18	12	25	5	28	2

Mit Nestmaterial haben nach 24 Stunden 93,3 % aller Tiere ein Nest gebaut gegenüber 60 % ohne Nestmaterial (hier und im Becken D kann man vor „Sandnestern" sprechen: Sand und Nierensekret bilden zusammen einen kle brigen „Klumpen").

Nach χ^2-Test for two dependent samples haben wir zwischen E + C eine gesicherte Abweichung (χ^2=7,54; P<0,01), nicht aber zwischen C und D (χ^2=2,95; 0,1>P>0,05) und auch zwischen D und E nicht (χ^2=2,59; P>0,05).

Findet also ein an seine Umgebung angepasster Stichling in der Nähe Nest material, so baut er mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit (93,3 %) innerhalb kurzer Zeit (bis 24 Stunden bei einer Wassertemperatur von 17—19° C) ein Nest fehlt aber Nestmaterial, so verkleinert sich der Nestbauerfolg bedeutend (nur 60 %).

DISKUSSION

Eingangs fragten wir uns, ob innere oder äussere Faktoren das Auftreten die Aufeinanderfolge und Form phasenspezifischer Handlungen bestimmen, und wie die Faktoren wirken.

Wir nehmen an, dass unter gleichen Bedingungen gehaltene Stichlinge bei gleichem Verhalten, abgesehen von individuellen Schwankungen, gleiche innere Voraussetzungen besitzen, um auf bestimmte Aussenreize anzusprechen und zu handeln.

Diese Annahme bestätigt sich im gleichartigen Auftreten phasenspezifischer Handlungen in Folge, Dauer und Form bei jenen Fischen, welche in Becken mit greifbarem Nestmaterial kommen.

Fehlendes oder nur sichtbares Nestmaterial führt nicht zur Umstellung der Aufeinanderfolge phasenspezifischer Handlungen (hier durch andere äussere oder innere Faktoren bedingt); beeinflusst wird dagegen Dauer und Form nicht nur der eigentlichen Nestbauhandlungen, sondern auch jener, welche ihnen voraus-gehen.

Unter Berücksichtigung der Befunde von BAGGERMANN (1957) ist wahrscheinlich, dass durch hormonelle Umstellung das Nestbauverhalten als Ganzes aktiviert wird; darin dürfte die Aufeinanderfolge bestimmter Handlungen vorgegeben sein. Sie kann bei entsprechender Vorbereitung (genügend Licht und entsprechende Wassertemperatur) auch bei Fischen auftreten, die in Becken mit nur sandigem Boden kommen, tritt aber erst voll in Erscheinung, wenn sich im Gebiet noch zusätzlich Nestmaterial befindet.

Zusammenfassung

Die zeitlich aufeinanderfolgenden Abschnitte (Phasen) im Fortpflanzungsverhalten des dreistachligen Stichlings zeichnen sich durch das gehäufte Auftreten bestimmter, phasenspezifischer Handlungen aus: Bis gegen Ende des Nestbaues beobachten wir: flattern, fixieren (Boden und Nestmaterial), Sand ausheben, Nestmaterial aufnehmen, eintragen, stopfen, leimen, Sand aufnehmen und übers Nest spucken.

In der vorliegenden Arbeit wird die Abhängigkeit dieser phasenspezifischen Handlungen von Nestmaterial (vorhanden, nur sichtbar oder fehlend) untersucht.

In einem Becken mit Nestmaterial passt sich ein Stichlingsmännchen eher an (kurze Flatterzeit); es hebt mit grösserer Frequenz Sand aus und legt seinen Nestort früher fest (nach Definition Seite 799) als in Becken ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial. In diesen Becken heben die Fische bedeutend länger Sand aus als in solchen mit Nestmaterial; es entsteht eine grössere Nestgrube (auch nehmen die Stichlinge Sand auf, tragen ihn zur Nestgrube und leimen).

Bei nur sichtbarem Nestmaterial treten gegenüber fehlendem anfangs geringe Unterschiede auf: fixieren des Nestmaterials und Versuche, es aufzunehmen; im weitern unterscheiden sich die Nestbauten nicht mehr.

Findet ein an seine Umgebung angepasster Stichling Nestmaterial, so baut er innerhalb kurzer Zeit (bis 24 Stunden bei einer Wassertemperatur von 17—19°C) mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit ein Nest (93%), bei fehlendem Nestmaterial verkleinert sich der Nestbauerfolg (nur 60%).

Résumé

Les phases qui se succèdent dans le comportement reproducteur de l'épinoche mâle se distinguent par l'apparition fréquente de certaines actions spécifiques. (phasenspezifische Handlungen). Jusque vers la fin de la nidification on observe qu'elle ondoie, qu'elle fixe des yeux le fond et le matériel de nidification, qu'elle enlève du sable, saisit du matériel, l'apporte sur place, le bourre avec son museau, le colle, saisit du sable et le crache sur le nid.

Dans le présent travail, on a étudié la dépendance de ces actions spécifiques vis-à-vis du matériel de construction: existant, visible mais hors de portée, ou manquant.

Dans un bac avec du matériel de construction, le mâle d'épinoche s'adapte plus rapidement (la période d'ondoiement est courte); il enlève du sable plus fréquemment et choisit l'endroit du nid plus tôt (selon la définition page 799) que dans un bac ou le matériel manque ou n'est que visible. Dans ces derniers bacs

les poissons enlèvent du sable nettement plus longtemps, comparé aux bacs avec du matériel disponible; il en résulte un plus grand creux du nid (les épinoches ramassent également du sable, le transportent au creux et le collent).

La situation avec le matériel de nidification visible mais hors de portée, comparée à celle ou le matériel manque, ne fournit au début que peu de différences: regards attentifs sur le matériel et essais de le saisir; par la suite les constructions de nid ne se distinguent plus.

Un mâle adapté à son entourage et qui trouve du matériel, construit un nid dans l'espace de peu de temps (jusqu'à 24 heures par une température d'eau de 17-19° C), avec une très grande probabilité (93%). Si le matériel manque, le succès de la nidification est réduit (60%).

Summary

The successive phases in the mating behaviour of the stickleback show a frequent repetition of specific actions. Untill the end of nest-building, the following activities can be observed: fluttering, staring (at the ground and at nest material), digging, picking up nest-building materials, carrying it to the nest site, stuffing, glueing, picking up sand and spitting it out over the nest.

The authors study the dependency of these activities on the presence of building material, whether abundant, visible but out of reach or failing.

In tanks with abundant nest material, the male sticklebacks adapt more quickly (the fluttering period is shorter); they dig out sand more often and choose the nest-site earlier than in tanks where the material is failing or out of reach. In the last case, the fishes carry away sand for a significantly longer period. The result is a greater nest-hollow (the sticklebacks also pick up sand, carry it to the hollow, stuff it and glue it).

The results with material out of reach show little difference, at the beginning, with conditions where the material is failing. Later the nest constructions are not to be distinguished.

A male adapted to its surroundings and that finds building material, builds a nest in a short time (up to 24 hours in water at 17°-19° C) and with a probability of 93%. When material is failing, the probability is reduced to 60%.

LITERATUR

Assem, J. v. den. 1967. *Territory in the three-spined Stickleback Gasterosteus aculeatus L. An experimental study in intra-specific competition.* Behaviour, Suppl. 16: 1-164.

AGGERMANN, B. 1957. *An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined Stickleback*. Arch. neérl. Zool. 12: 105-317.

ERSEL, J. J. A. van. 1953. *An analysis of parental behaviour of the male three-spined Stickleback*. Behaviour, Suppl. 3: 1-159.

ENNI, D. A. 1969. *Effects of pre-experimental conditions on nest site selection and aggression in Gasterosteus aculeatus L.* Behaviour 35 (1-2): 61-76.

CHINDLER, O. 1963. *Unsere Süsswasserfische. Kosmos Naturführer*. Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung. S. 55-57.

EVENSTER-BOL, A. C. A. 1961. *On the causation of drive reduction after a consummatory act (in Gasterosteus aculeatus)*. Arch. neérl. Zool. 15: 175-236.

IEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behaviour sciences*. New York, Mc Graw Hill Book Co. Inc. p. 1-312.

TINBERGEN, N. and J. J. A. van IERSEL. 1947. *Displacement reactions in the Three-spined Stickleback*. Behaviour 1: 56-63.

WUNDER, W. 1930. *Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (Gasterosteus aculeatus) während der Laichzeit*. Z. Morph. Oekol. Tiere 16: 453-498.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 45: 807-814 — Décembre 1971

Arboricole Trombiculidae (Acari) aus Österreich[1].

von

W. SIXL[2] und M. DANIEL[3]

Mit 2 Tabellen

1. EINLEITUNG

DANIEL, 1962 und KEPKA, 1963 weisen nach Funden von *Ascoschöngastia latyshevi* auf *Muscardinus avellanarius*, *Parus major* und *Certhia spec.* auf eine arboricole Trombiculidenfauna hin. WHARTON hat 1952 alle Entwicklungsstadien von Euschöngastia indica in den Wurzeln der epiphytischen Farne in den Regenwäldern auf der Insel Guam in der Mariannengruppe gefunden. Der Wirt — *Rattus mindanensis* — legt seine Wohnhöhlen in der Wurzelregion der Baum-

[1] Wissenschaftliche Zusammenarbeit des Zoologischen Instituts Graz (Österreich) und des Parasitologischen Instituts (CAS) Prag (CSSR).
[2] Dr. W. Sixl, Zoologisches Institut der Universität Graz, Universitätsplatz 2, Austria.
[3] Dr. M. Daniel, Parasitologisches Institut, CAS, Prag, Flemingplatz 2, CSSR.
[4] Praeparate liegen im Naturhistorischen Museum/Abt. Zoologie, Genf (Schweiz) auf.

farne an und schafft so den Lebensraum für Euschöngastia indica. 1946 ha RADFORD Adulte von *Euschöngastia indica* auf Kokospalmen nachgewiesen.

2. MATERIAL UND METHODIK

Im Rahmen des Autobahnbaues und den damit verbundenen Holzschlägerungen konnten im Südosten Österreichs 320 Baumhöhlen untersucht werden Zum Vergleich sammelten wir Nistmaterial im Parkgebiet von Graz, Schloß Brunnsee und Schloß Pöls (Zwaring).

Die Wirte wurden in Höhlen gefangen, betäubt und auf Parasiten untersucht *Trombiculidae* aus dem Nistmaterial wurden durch die Berlesemethode gewonnen

Einerseits konnten Larven, Nymphen und Adulte im Nistmaterial und im umgebenden morschen Holz der Baumhöhlenwandung und andererseits Larven auf verschiedenen höhlenbewohnenden Wirtstieren gefunden werden.

Die Larven fixierten wir für die systematische Bestimmung in 70% Alkohol und verwendeten zur Aufhellung ein Gemisch von 50% Alkohol und conc Milchsäure (1:1). Dauerpräparate wurden mit dem Einbettungsmittel nach HOYER angefertigt.

Temperaturmessungen in Höhlen wurden mit dem Thermo-Med-Gerät (Fa. Braun) und Feuchtigkeitsmessungen mit einem Haarhygrometer durchgeführt

3. DIE BAUMHÖHLE ALS LEBENSRAUM

Die Baumhöhle stellt mit ihren gering schwankenden Temperaturen und der nahezu konstanten relativen Feuchtigkeit für viele nidicole Milben optimale Lebensbedingungen dar (SIXL, 1969 b). In der Folge sind Höhlen aufgezeigt, in denen wir Trombiculidae gefunden haben. Es wurde der Fundort, die Baumart, der Abstand der Höhle vom Boden, der Durchmesser des Höhleneinganges, die Richtung des Höhleneinganges, die relative Feuchtigkeit, die Temperatur und zum Teil die Höhlenbewohner beschrieben.

H 3 = Stadtpark Graz, 22.1.1969, Aesculus hippocastanum L., Abstand vom Boden 7 m, Höhleneingang ∅ 4 cm, Richtung der Höhle SO, 85% rel. Feuchtigkeit; altes Kohlmeisennest-*Apodemus flavicollis.*

H 17 = Autal bei Graz, 21.12.1965, Carpinus betulus L., Abstand vom Boden = 9,5 m, Höhleneingang ∅ oval 9—12 cm, Richtung der Höhle NO, 60% rel. Feuchtigkeit, 0,2° C; alte Schwarzspechthöhle-*Sciurus vulgaris.*

H 48 = Rosenhain-Graz, 15.1.1966, Robinia pseudoacacia L., Abstand vom Boden 6 m, Höhleneingang ∅ 15 cm, Richtung der Höhle SO, 75% rel. Feuchtigkeit; *Sciurus vulgaris.*

H 78 = Brunnsee, 26.1.1966, Quercus pubescens Willdenow, Abstand vom Boden = 7,5 m, Höhleneingang ∅ 35 cm, Richtung der Höhle NO, 70% rel. Feuchtigkeit, 2,2° C, Eulennest (Waldkauz)-*(Strix aluco).*

H 79 = Brunnsee, 26.1.1966, Tilia grandifolia Scopoli, Abstand vom Boden = 6,5 m, Höhleneingang ∅ oval 35—40 cm, Richtung der Höhle S, 90% rel. Feuchtigkeit; 2° C, Eulennest (Waldkauz)-*(Strix aluco).*

H 80 = Brunnsee, 26.1.1966, Salix viminalis L., Abstand vom Boden 4,5 m, Höhleneingang ∅ 9,5 cm, Richtung der Höhle NW, 65% rel. Feuchtigkeit; 3,5° C; *Sturnus vulgaris-Sciurus vulgaris.*

H 88 = Autal bei Graz, 14.2.1966, Carpinus betulus L., Abstand vom Boden = 9 m, Höhleneingang ∅ 13 cm. Richtung der Höhle NO, 70% rel. Feuchtigkeit, 9° C; *Sciurus vulgaris.*

H 89 = Autal bei Graz, 14.2.1966, Carpinus betulus L., Abstand vom Boden = 6 m, Höhleneingang ∅ 11 cm, Richtung der Höhle SO, 70% rel. Feuchtigkeit, 6° C, *Sciurus vulgaris* (?).

H 99 = Brunnsee, 22.2.1966, Tilia grandifolia Scopoli, Abstand vom Boden = 8,5 m, Höhleneingang ∅ 4 cm, Richtung der Höhle S, 90% rel. Feuchtigkeit; 9° C; unbewohnt. — Nistmaterial = Federn, Laub, Moos, Tierhaare.

H 176 = Brunnsee, 17.6.1966, Tilia grandifolia Scopoli, Abstand vom Boden = 80 cm, Höhleneingang ∅ 4 cm, Richtung der Höhle S, 100% rel. Feuchtigkeit, 19° C; *Apodemus flavicollis.*

H 180 = Brunnsee, Tilia grandifolia Scopoli, Abstand vom Boden = 2 m, Höhleneingang 4 cm, Richtung der Höhle S, 80% rel. Feuchtigkeit, unbewohnt. — Nistmaterial = Laub und Bodenstreu.

H 215 = Pöls, 18.7.1966, Aesculus hippocastanum L., Abstand vom Boden = 4,5 m, Höhleneingang ∅ oval 2,5—5 cm, Richtung der Höhle SW, 100% rel. Feuchtigkeit, 16,3° C; *Sitta europaea-Parus major.*

H: Strix aluco (iuv.) 2.4.1969: Brunnsee, Tilia grandifolia Scopoli, Abstand vom Boden 8 m, Höhleneingang oval 48 cm/36 cm, Richtung der Höhle NO, 50%—100% rel. Feuchtigkeit, 11° C; *Strix aluco.*

3. 1. Bevorzugtes Nistmaterial

Allgemein wechseln von oben nach unten frische Nestschichten (Moo Wildhaare, Gräser, Zweige, Baumrinde oder allein Modermaterial) mit i Zersetzung begriffenem Moder (Holz, Moos, Blätter) und völlig zersetzter Material (Humus, Kot verschiedener Nidicoler) ab. In dieser Schichtung tri ein Anstieg der relativen Feuchtigkeit von der Nestmulde (60%) zum Höhlengrun hin (100%) auf. Bei bewohnten Höhlen (Bruthöhlen) steigt die Temperatur vor Höhlengrund zur Nestmulde hin an, während die Temperatur in unbewohnte Höhlen in allen Schichten nahezu gleich hoch ist. Diese Verhältnisse werden durc Zersetzungs- und Gärungsvorgänge verkompliziert. Fäulnisprozesse laufe vorallem in Star- und Eulennestern, sowie in Fledermaushöhlen ab; hie vermischt sich das Nistmaterial mit Exkrementen, Nahrungsrestenund Tierleicher Starke Ammoniakbildung in solchen Höhlen bildet einen Begrenzungsfakto für Trombiculidae (Sixl, 1968).

3. 2. Besiedlung der Baumhöhle

Die einzelnen Trombiculidenarten gelangen auf verschiedene Weise i Baumhöhlen. Die Höhle bietet einigen Kleinsäugern wie *Sciurus vulgaris*, *Apo demus flavicollis*, sowie Gliriden und Chiropteren einen bevorzugten Lebensraum In ihrer Aktivitätsperiode halten sie sich im bodennahen Raum auf und werde dabei von verschiedenen Trombiculiden parasitiert. *Chiroptera* (*Nyctalus noctula* ♂ verlassen zur Fortpflanzungszeit ihre Wohnstätten und besiedeln neue Höhlen Dabei werden Milben in ihrer parasitären Phase verschleppt (*Ascoschöngasti latyshevi*/Brunnsee/29.7.1966). Ebenfalls trägt der Wechsel der Schlafhöhlen vo *Sitta europaea* und *Parus major* zur Verbreitung bei.

In Bruthöhlen von *Strix aluco* wurden Beutetiere mit starkem Trombiculi denbefall gefunden. Larven derselben Art waren im Nistmaterial und parasitierte invenile *Strix aluco*. Auch die Möglichkeit, daß verschiedene *Trombiculidae* Milben mit Nistmaterial eingebracht werden, muß angenommen werden.

4. GEFUNDENE ARTEN UND IHRE WIRTE

In folgender Tabelle (1) werden die parasitierten Vögel und Kleinsäuger un die Trombiculiden, die frei im Nistmaterial leben, aufgezeigt.

TAB. 1

Freilebend im Nistmaterial:

Höhle	Anzahl der Larven	Art
H 3	1	*Neotrombicula (Neotrombivula) autumnalis vernalis* (WILLMANN, 1942).
H 17	2/16	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis* (WILLMANN, 1942). *Neotrombicula (Neotrombicula) zachvatkini* (SCHLUGER, 1948).
H 48	1	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis* (WILLMANN, 1942).
H 78	1	»
H 79	35	»
H 80	10	»
H 88	7	»
H 89	4	»
H 99	1	»
H 176	2	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis inopinatum* (OUDEMANS, 1909).
H 180	3	*Leptotrombidium (Leoptotrombidium) russicum* (OUDEMANS, 1902).
n 60 Höhlen	1 300	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
H *Strix aluco*	6	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis* (WILLMANN, 1942).

PARASITIERTE VÖGEL UND KLEINSÄUGER

Certhia familiaris	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
Dendrocopos major	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
	Neotrombicula (Neotrombicula) zachvatkini (SCHLUGER, 1948).
Dendrocopos medius	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
Parus major	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
	Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis (WILLMANN, 1942).
Parus montanus	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
Parus ater	»
Parus caeruleus	»
Picus canus	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).
	Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis (WILLMANN, 1942).
Picus viridis	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER, 1955).

Sitta europaea	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER 1955).
	Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis inopinatu (OUDEMANS, 1909).
Strix aluco	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernali* (WILLMANN, 1942).
Sturnus vulgaris	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER 1955).
Sciurus vulgaris	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis inopinatu* (OUDEMANS, 1909).
Apodemus flavicollis	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernali* (WILLMANN, 1942).
Clethrionomys glareolus	*Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernali* (WILLMANN, 1942).
Nyctalus noctula	*Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi* (SCHLUGER 1955).
Pipistrellus pipistrellus	*Leptotrombidium (Leptotrombidium) russicum* (OUDEMANS, 1902).
	Miyatrombicula (Miyacarus) tokyoensis balcanic (KOLEBINOVA, 1969).

Ascoschöngastia (Ascoschöngastia) latyshevi (SCHLUGER, *1955*).

Unter den in Baumhöhlen gefundenen Trombiculiden ist *Ascoschöngasti latyshevi* in unseren Breiten an diese ökologische Nische gebunden. Alle Vöge und Kleinsäuger, die in eine Höhle gelangen, kommen als Wirte in Frage (Tab. 1/2) Bevorzugt werden Meisennester mit ihrem hohen relativen Feuchtigkeitsgehalt der durch das Nistmaterial (Moose und Wildhaare) gegeben ist. Vom Höhlen grund her, in dem meist Wasseransammlungen sind, wird Wasser angesaugt Zu jeder Jahreszeit (1965—1969) wurden in ca. 20% der untersuchten Höhle alle Entwicklungsstadien gefunden. Von Oktober bis Jänner wurden ruhende angesaugte Larven im Berleseapparat aktiviert. Diese Stadien verwandeln sic erst bei +13° C bis +16° C in Nymphochrysalis.

Die Hauptwirte sind *Parus major* und *Sitta europaea.* Sie übernachten da ganze Jahr hindurch in Baumhöhlen und zeigen hohe Befallszahlen (Höchstbefall *Parus major* — 230 Larven, *Sitta europaea* — 476 Larven).

Der Befallsgrad hängt auch von der CO_2 Abgabe, die sich bei niedere Körpertemperaturen verringert, ab (NAGAI, 1909). Experimentell wurden Fleder mäuse während der Tagesschlaflethargie sowie weisse Labormäusse und Meer schweinchen in *Ascöschongastia latyshevi*-Versuchshöhlen auf den Parasitierungs grad hin untersucht (Tab. 2).

TAB. 2

Ver-uchs 1öhle	Ort	Tierart/Anzahl der Larven/Körpertemperatur	
183	Pöls	Labormaus /20/37° C	*Pipistrellus* p. /2/18° C
		Meerschweinchen/51/37° C	*Nyctalus noctula*/1/19° C
215	Pöls	Labormaus /24/37° C	*Pipistrellus* p. /7/24° C
		Meerschweinchen/36/37° C	*Nyctalus noctula*/9/24° C

Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis vernalis (WILLMANN, *1942*).

Neotrombicula vernalis tritt das ganze Jahr hindurch in Baumhöhlen auf und ;t dort häufig anzutreffen. *Strix aluco*, *Picus canus*, *Parus major*, sowie *Apodemus 'avicollis* und *Clethrionomys glareolus* (Beutetier) werden parasitiert.

Neotrombicula (Neotrombicula) autumnalis inopinatum (OUDEMANS, *1909*).

Die Art lebt frei in Höhlen und kommt selten vor. Als Wirte wurden *Sitta uropaea* und *Sciurus vulgaris* nachgewiesen.

Neotrombicula (Neotrombicula) zachvatkini (SCHLUGER, *1948*).

16 Larven und 9 Adulte waren im Nistmaterial von 4 Höhlen. *Dendrocopos major* wurde als Wirt gefunden. Die Art ist selten.

Leptotrombidium (Leptotrombidium) russicum (OUDEMANS, *1902*).

3 Larven fanden wir in einer unbewohnten Höhle (H 180).

Chiroptella (Oudemansidium) muscae (OUDEMANS, *1906*).

Pipistrellus pipistrellus, die wir in Baumhöhlen von Brunnsee (Steiermark) ıntersuchten, waren parasitiert.

Miyatrombicula (Miyacarus) tokyoensis balcanica (KOLEBINOVA, *1969*).

Wurde auf *Pipistrellus pipistrellus* in Brunnsee/Stmk. gefunden und stellt :inen ersten Nachweis für Österreich dar.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Ascoschöngastia latyshevi ist in unseren Breiten an den Biotop Baumhöhle gebunden und parasitiert Vögel und Kleinsäuger, die diese ökologische Nische ıufsuchen. *Neotrombicula autumnalis vernalis*, *N. a. inopinatum*, *N. a. zachvatkini*, *Chiroptella muscae*, *Leptotrombidium russicum* und *Miyatrombicula tokyoensis balcanica* treten fakultativ auf.

Die Art und Weise wie die verschiedenen Trombiculiden in ihren Biotop gelangen, wurde diskutiert.

Résumé

Sous nos latitudes, le biotope de *Ascoschöngastia latyshevi* est dans les creux des arbres, où il parasite des oiseaux et de petits mammifères qui y vivent. *Neotrombicula autumnalis vernalis*, *N. a. inopinatum*, *N. a. zachvatkini*, *Chiroptella muscae*, *Leptotrombidium russicum* et *Miyatrombicula tokyoensis balcanica* s'y trouvent facultativement.

La façon dont ces divers Trombiculides parviennent dans leur biotope est discutée.

Summary

Ascoschöngastia latyshevi appears in Austria only in tree-holes and parasitizes birds and small mammals, which live there. *Neotrombicula autumnalis vernalis*, *N. a. inopinatum*, *N. a. zachvatkini*, *Chiroptella muscae*, *Leptotrombidium russicum*, *Miyatrombicula tokyoensis balcanica* are found facultatively.

The way how the diverse trombiculide mites come into their biotope is discussed.

6. LITERATUR

DANIEL, M. 1956. *Nase zkusenostis trombidiosou.* Cs. parasitol. 3: 25-31.

— 1961. *The bionomics and developmental cycle of some chiggers (Acariformes, Trombiculidae) in the Slovak Carpathians.* Cs. parasitol. 8: 31-118.

— 1961. *Contribution à la connaissance des formes Adultes des Trombiculidae d'Europe. I. Description des Nymphes et des Adultes du Trombicula (N.) zachvatkini Schluger 19»48*Acarologia 3: 24-47.

KEPKA, O. 1964. *Die Trombiculinae (Acari, Trombiculidae) in Österreich.* Z. Parasitenk. 23: 548-642.

KOLEBINOVA, M. 1969. *Beitrag zur Kenntnis der Trombiculidenfauna des West-Balkangebirges (Acarina, Trombiculidae).* Bulg. Akad. Sci., Bull. Inst. Zool. Mus. 29: 5-27.

NAGAI, H. 1909. *Gaswechsel des Murmeltieres bei verschiedener Körpertemperatur.* Z. Allg. Phys. 9: 243 u. Tabulae Biologicae. Berlin. W. Junk.

SCHLUGER, E. 1955. *Kleschtschi gryzunow fauny SSR.* Moskau, Semeistro, Trombiculidae EWING (p. 118-217).

SIXL, W. 1968. *Ein Beitrag zur Biologie der arboricolen Trombiculide „ Ascoschöngastia latyshevi (Schluger) "* Dissertation.

— 1969*a*. *Lebensweise und Verhalten von Ascoschöngastia latyshevi (Schluger).* Ber. öst. Ak. Wiss. Abt. 1,178: 271-295.

— 1969*b*. *Studien an Baumhöhlen in der Steiermark.* Mitt. naturw. Ver. Steierm. 99: 130-142.

WHARTON, G. W. and E. BAKER. 1952. *An introduction to acarology.* New York, Macmillan Comp.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 46: 815-820 — Décembre 1971

Fortpflanzungsbeziehungen bei *Ascoschöngastia latyshevi* (Schluger, 1955) — *Trombiculidae, Acari*

von

W. SIXL [1]

Mit 2 Abbildungen

1. EINLEITUNG

Die erste einschlägige Beschreibung der Fortpflanzung bei Trombiculiden über den Weg der Spermatophorenabgabe stammt von LIPOVSKY (1957). LIPOVSKY hat Beobachtungen bei *Trombicula splendens*, *Trombicula pallida* und *Hannemania spec.* durchgeführt. Wir haben in Baumhöhlen Österreichs alle Entwicklungsstadien von *Ascoschöngastia latyshevi* gefunden; es musste im Experiment durch Zucht bewiesen werden, daβ es sich um Nymphen und Adulte derselben Art handelt.

[1] W. SIXL, Zoologisches Institut, Universität Graz, Universitätsplatz 2, Austria.
[2] Präparate liegen im Naturhistorischen Museum, Genf (Schweiz) und beim Autor auf.

Zu den bisher wenigen Beobachtungen über die Fortpflanzung der Trombiculiden haben wir[1] nun Kenntnis über die Spermatophoren und Eier von *Ascöschongastia latyshevi.*

2. MATERIAL UND METHODIK

Die Adulten Stadien von *Ascoschongastia latyshevi* wurden einzeln in Zuchtschalen gehalten. Es wurden Glasröhrchen von 1 cm Durchmesser und 3 cm Höhe verwendet, die 1 cm hoch mit einem Gemisch von Gips-Holzkohle (WHARTON, 1952) angefüllt waren. Die Plastikdeckel waren durchbohrt und mit Celophanfolie verschlossen, um Kondenswasserbildung zu verhindern. Die Oberfläche des Zuchtsubstrates war 1 mm tief aufgerauht, um den Weibchen die Eiablage zu ermöglichen.

Die Zuchtschalen wurden bei täglichen Kontrollen mit einem filtrierten Extrakt aus wasserhältigen Baumhöhlen befeuchtet; damit wurde auch weitgehend eine Verpilzung verhindert.

Als Nahrung dienten den Adulten Collemboleneier der Art *Mesachorutes ojcoviensis* Stach und *Mesachorutes spec.* sowie Eier von *Culex pipiens* L. Manchmal konnten Männchen und Weibchen auch durch Kannibalismus ernährt werden; dabei wurden geschwächte Artgenossen als Nahrung angenommen.

3. SPERMATOPHOREN

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Spermatophoren (LIPOVSKY, 1957) sind diese von Ascoschöngastia latyshevi klar zweiseitig symmetrisch (Abb. 1).

Abgegebene Spermatophoren können gegen das dunkle Zuchtsubstrat, da sie senkrecht davon abstehen, leicht erkannt werden. Die Spermatophore besteht aus einem elastischen Stiel (48 μ—54 μ) und einer y-förmigen Erweiterung (Spermatophorengabel), die den Spermatropfen trägt. Der Stiel (Basisdurchmesser 8 μ) zeigt an der Oberfläche deutlich gekörnte Längsrillen (Abb. 1), und verengt sich zum Spermatropfen hin (Durchmesser 4 μ—6 μ). Der Spermatropfen ist eiförmig mit einem Höhendurchmesser von 42 μ und einem Breitendurchmesser von 34 μ—38 μ. Die Spermatophorengabel zeigt an den Enden eine leichte Verdickung und reicht bis über die Hälfte des Spermatropfens hinaus. Sehr selten ist die

---

[1] Dank schulde ich Herrn cand. phil. Peter Gollmann, durch dessen Hilfe umfangreiches Vergleichsmaterial gesammelt werden konnte.

iabel kürzer. Die Gesamtlänge der Spermatophore beträgt 92 μ—98 μ je nach änge des Stieles, der auf einer verbreiterten Basisplatte ruht.

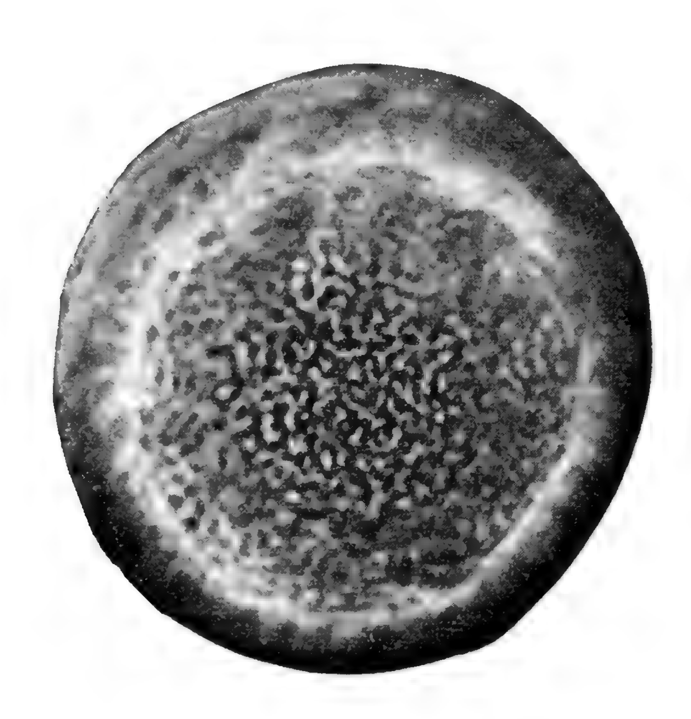
Ein isoliertes Männchen setzte 3 Spermatophoren ab, während bei Vergleichs-ndividuen die Abgabe von 2 oder 1 Spermatophore beobachtet wurde; exakte ngaben über die Anzahl der möglich abgegebenen Spermatophoren können



icht gemacht werden, da keine bis zur Spermatophorenabgabe durchgezüchtete Männchen zur Verfügung standen. (Die Männchen stammten aus Baumhöhlen nit grossen *Ascoschöngastia latyshevi*-Populationen und damit schien die Annahme gerechtfertigt, daβ es sich um dieselbe Art handelt. Dies wurde bestätigt, da Weibchen, die zu diesen Spermatophoren gesetzt wurden, das Sperma aufnahmen. Später legten diese Eier, aus denen *Ascoschöngastia latyshevi*-Larven schlüpften).

Bei der Abgabe der Spermatophore laufen über das Abdomen starke Kon-raktionswellen, welche durch die Dorsoventralmuskel bewirkt werden; nach iner kurzen Ruhephase wird das Abdomen mit der Genitalöffnung auf die

Unterlage (Zuchtsubstrat) gepresst und wieder senkrecht nach oben abgehoben wobei die Spermatophore abgesetzt wird. Hierauf läuft das Männchen einig Schritte vor und es setzt wieder eine Ruhephase ein. Die Gesamtdauer de Spermatophorenabgabe liegt zwischen 3 und 10 Minuten. Die Anzahl de von einem Individum abgegebenen Spermatophoren hängt sicher mit den Ernährungszustand und wahrscheinlich auch von der optimalen Kombinatio



von Temperatur und relativer Feuchtigkeit ab, denn in Zuchtschalen mi geringer rel. F. wurden nie Spermatophoren abgesetzt. In der Zucht wurde di Spermatophorenabgabe von April bis August beobachtet.

3.1. Das Verhalten der Weibchen gegenüber abgesetzten Spermatophore

Weibchen brachten wir in Zuchtschalen mit Spermatophoren zusammen Zuerst laufen sie scheinbar planlos herum und stossen schliesslich bei den tastender Laufbewegungen mit dem 1. Beinpaar auf die Spermatophore. Sie laufen weite im Kreis und steuern nun diese gezielt an, betrillern und betasten sie mit den Tarsus I und berühren sie mit dem abgewinkelten Tarsus I und der Tibia I Auch die Palpen tasten die Spermatophore ab; schliesslich schiebt sich das Weibchen langsam darüber hinweg, hält in der Höhe der Genitalöffnung kurz inne unc streift den Spermatropfen ab.

4. EIER

Im Jahreszyklus wurden aus Kontrollhöhlen in bestimmten Zeitabständen Adulte fixiert und in histologischen Schnittserien untersucht. Gravide Weibchen waren im August und September anzutreffen.

Die Weibchen legen die Eier in Bodenvertiefungen und Spalten ab. Die Oberfläche der Eier weist charakteristische meanderförmige Erhebungen auf (Abb. 2). Die Eischale zeigt bei Druckbelastung (z. B. unter einem Deckglas) eine Bruchstelle, die immer in gleicher Weise auftritt. Vermutlich handelt es sich um eine Sollbruchstelle, die beim Schlüpfakt der Larven von Bedeutung sein könnte.

Die Eier haben eine elyptische Form und sind im Durchmesser 138 µ—155 µ lang und 130 µ—150 µ breit (Durchschnittswert 146 µ lang und 138 µ breit).

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die Eier und Spermatophoren von *Ascoschöngastia latyshevi* wurden beschrieben. Die Eier zeigen eine meanderförmige Oberflächenstruktur und haben einen Durchmesser von 130 µ—155 µ. Die Spermatophoren sind zweiseitig symmetrisch und 92 µ—98 µ lang, wobei der Spermatropfen 42 µ misst. Das Absetzen der Spermatophoren und das Verhalten der Weibchen wurde beschrieben.

RÉSUMÉ

Les œufs et les spermatophores de *Ascoschöngastia latyshevi* sont décrits. L'œuf a une structure de surface méandriforme; son diamètre est de 130 à 155 µ. Le spermatophore présente deux faces symétriques, il mesure 92 à 98 µ de long, dans lequel la goutte de sperme occupe 42 µ. L'auteur décrit la pose du spermatophore et le comportement de la femelle.

SUMMARY

The eggs and the spermatophores of *A. latyshevi* are described. The structure of the surface of the eggs is meanderlike. The diameter of the eggs is 130 µ—155 µ. The spermatophores are bilateral symetric. The length is 92 µ—98 µ and the spermadrop is 42 µ long. The deposition of the spermatophores and the behaviour of the females are reported.

6. LITERATUR

LIPOVSKY, L. J. 1957. *Spermatophores — the mode of insemination of chiggers (Acarin Trombiculidae)*. Parasit. 43: 256-262.

SOSNINA, E. F. 1957. *Parasiten der mäuseartigen Nager des Gissarskajer Tals und de nördlichen Abhanges der Gissarki Kette (Tadschikistan)*. Tadschikistar SSR. Akademie der Wissenschaften (russisch).

WHARTON, G. W. and H. S. FULLER. 1952. *A manual of the chiggers*. Mem. ent. Soc Wash. 4: 1-185.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 47: 821-827 — Décembre 1971

Oligochètes *(Annelida)* limicoles des grottes et des eaux interstitielles de Suisse

par

Victor POP [1]

Avec 1 figure et 1 tableau

Pendant son voyage scientifique en Suisse, en été 1968, M. le Dr Corneliu Pleşa, de l'Institut de Spéléologie « E. Racovitza » à Cluj (Roumanie), a récolté des animaux cavernicoles, parmi ceux-ci quelques espèces d'Oligochètes limicoles. De ce matériel, maintenant déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, nous avons déterminé les espèces suivantes:

Fam. **Aelosomatidae**

Aeolosoma sp.

Fam. **Naididae**

Nais barbata O. F. Müller
Nais elinguis O. F. Müller

Fam. **Tubificidae**

Potamothrix moldaviensis minimus n. ssp.
Tubifex t. tubifex (O. F. Müller)
Tubificidae juv.

Fam. **Enchytraeidae**

Cernosvitoviella atrata (Bretscher)
Enchytraeus buchholzi Vejdovsky
Enchytraeidae juv.

[1] Prof. Victor Pop, Chaire de Zoologie, Faculté de Biologie-Géographie de l'Université de Cluj (Roumanie).

Fam. **Lumbriculidae**

Bythonomus lemani (Grube)

Fam. **Lumbricidae**

Eiseniella t. tetraedra (Savigny)

Les localités et les biotopes où elles ont été trouvées sont les suivantes:

1. Grotte du Ruisseau, Vaulion (Vaud). Dans l'eau interstitielle des plage de gravier, près du ruisseau souterrain, à environ 8 m de l'entrée. Le 10.8. 196
Cernosvitoviella atrata (4 ex.)
Bythonomus lemani (1 ex.)
Potamothrix moldaviensis minimus (2 ex.)
Enchytraeus bucholzi (1 ex.)

2. Dans la même grotte, lavage de mousses qui tapissent les grosses pierre près de l'entrée. Le 10.8.1968.
Nais elinguis (1 ex.)
Eiseniella t. tetraedra (1 ex.)

3. Hölloch, Muotatal, Schwyz. Dans l'eau de quelques marmites situées tou près de l'entrée, dans la galerie inférieure. Le 8.8.1968.
Enchytraeus buchholzi (3 ex.)

4. Source de l'Orbe, Vallorbe (Vaud). Dans l'eau interstitielle des plages d gravier grossier. Le 10.8.1968.
Plusieurs exemplaires juvéniles et indéterminables d'Enchytraeidae et d Lumbriculidae.

5. L'Arnon, dans l'eau interstitielle à 300 m en amont de La Mothe, Comm de Vuitebœuf (Vaud). Le 5.8.1968.
Nais barbata (2 ex.)
N. elinguis (4 ex.)
Tubifex t. tubifex (1 ex.)
Enchytraeus buchholzi (plusieurs ex.)

6. Vaumarcus (Neuchâtel), psammon au bord du lac de Neuchâtel, entr Vaumarcus-Vernéaz et La Raisse/VD. Le 7.8.1968.
Aeolosoma sp. (1 ex.)
Enchytraeidae juv. (9 ex.)

7. Seeligraben. Dans l'eau interstitielle du torrent à Rüti bei Riggisberg Berne). Le 6.8.1968.

Enchytraeus buchholzi (3 ex.)

8. Riffelalp, Zermatt (Valais). Dans l'eau interstitielle d'un torrent sur le ersant Ouest du Riffelberg, à env. 2300 m d'altitude. Le 12.8.1968.

Lumbriculidae juvéniles, indéterminables (2 ex.)

* * *

Toutes les espèces énumérées ci-dessus sont bien connues de Suisse, à l'excepion de *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrázek, 1902, *minimus* n. ssp., ont la description sera présentée dans le texte qui suit.

Potamothrix moldaviensis minimus n. ssp.

La description est faite selon deux exemplaires murs fragmentés, montés en réparation microscopique et considérés comme les exemplaires type de la ous-espèce. Ils n'était plus possible de les disséquer ni d'en faire des coupes t leurs organes génitaux ne pouvaient pas être étudiés, de sorte que la présente lescription est incomplète, mais suffisante, comme nous le démontrons ci-après.

Longueur environ 7 mm. Nombre de segments: environ 30. Lobe céphalique onique, arrondi. Faisceaux ventraux et dorsaux composés seulement de soies n crochet bidentées, ayant la même forme, avec nodule distal et la dent distale lus longue, mais de la même épaisseur que la dent proximale (fig. 1, *a*, *b*). Dans haque faisceau ventral et dorsal, la différence entre la longueur de la dent distale t de la dent proximale de la même soie augmente depuis la soie distale jusqu'à a soie proximale. Les dents distales sont épointées. Les faisceaux du deuxième egment sont composés de 3 soies, ceux du troisième segment de 4 soies, ceux du uatrième jusqu'au septième segment de 5 soies, ceux du huitième segment de 4 soies, ceux du neuvième segment de 3 soies et les faisceaux des segments postlitelliens de 3 ou de 2 soies.

Les soies ventrales du dixième segment, une de chaque côté, sont transformées n soies spermathèquales caractéristiques. Leur extrémité distale est élargie et vidée en forme de bec de plume, le reste de la soie étant droit, long et gros; le odule est distal, situé entre le premier et le deuxième tiers de leur longueur fig. 1 *c*, *d*).

Les soies ventrales du onzième segment ne sont pas modifiées en soies péniales t ressemblent, en forme et dimensions, aux autres soies.

Les soies spermathèquales ont une longueur de 120-132 μ, un diamètre maxinum de 9 μ, et la largeur maximum de leur extrémité distale est de 13 μ. La ongueur des soies en crochet, ventrales et dorsales, varie entre 48 et 65 μ.

Bien que la structure des gonoductes mâles n'ait pas pu être étudiée, le: soies spermathèquales, si caractéristiques dans l'ensemble des autres caractère: externes, nous indiquent d'une manière précise qu la nouvelle sous-espèce appartient au genre *Pota mothrix* Vejdovsky et Mrázek, 1902.

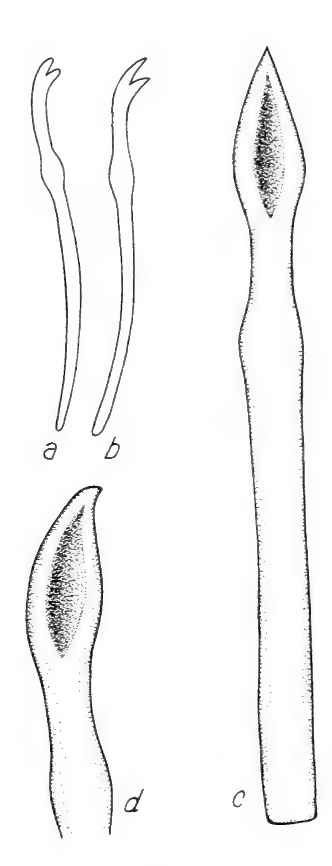


FIG. 1.

Potamothrix moldaviensis minimus n. ssp. — *a* et *b*, soies en crochet bidentées ventrales: *a* = la soie distale; *b* = la soie proximale du même faisceau; *c* = soie spermathèquale vue de face; *d* = son extrémité vue de demi-profil.

La sous-espèce *minimus* ressemble plus au group des espèces *Potamothrix m. moldaviensis* Vejdovsk et Mrázek 1902, *P. m. mitropolskiji* Hrabě, 1950 *P. danubialis* Hrabě, 1941, *P. grimmi* Hrabě, 195 et *P. isochaetus* Hrabě, 1931, toutes dépourvues d soies capillaires et de soies pectinées, et pourvue: de soies spermathèquales caractéristiques, avec leu extrémité distale évidée en forme de plume, pareille à celles de l'espèce *Potamothrix hammoniensi* (Michaelsen), 1901, la mieux connue de tout l genre.

Les espèces *Potamothrix prespaensis* Hrabè, 193 (avec sa forme *scutarica* Černosvitov 1931) e *P. svirenkoi* Lastočkin, 1937, pourvues de soie spermathèquales avec l'extrémité distale évidée sont elles-mêmes dépourvues de soies pectinées et sur les segments antéclitelliens, aussi de soies capil laires. Mais elles ont des soies capillaires sur le segments postclitelliens, de sorte que même leur auteurs ne pensaient pas à une comparaison ave l'espèce *P. moldaviensis*.

Afin de mettre en évidence les différences insigni fiantes qui existent entre les formes mentionnée ci-dessus, nous présenterons leurs caractères externe dans le tableau 1.

En premier lieu, il ressort de ce tableau, que le différences entre les 5 formes sont très petites constatation qui a autorisé BRINKHURST (1963) considérer l'espèce *danubialis* comme une variét de l'espèce *isochaetus* et d'admettre même celle-c comme espèce valide indépendante de *moldaviensis*, jusqu'au moment où le déve loppement de la prostate sera mieux connu. Mais, étant donné que les dimen sions de cette glande chez le genre *Potamothrix* sont très réduites et varient jusqu' sa totale absence, la grandeur et la présence de celle-ci ne peuvent pas être envisa gées comme caractères d'espèce, ainsi les deux espèces de HRABĚ, mises en discus sion, peuvent être encadrées dans l'espèce *moldaviensis*, comme sous-espèces

Caractères	*danubialis* Hrabe, 1941	*isochaetus* Hrabe, 1931	*grimmi* Hrabe, 1950	*moldaviensis moldaviensis* Vejd. & Mr., 1902	*moldaviensis mitropolskiji* Hrabe, 1950	*moldaviensis minimus* n. ssp.
Longueur en mm	25	25	10-15	30-40	15	7
Nombre des segments . . .	100-165	70-80	—	—	80	30
Nombre des soies bidentées dans un faisceau ventral antéclitellien.	5-7	7-10	4-8	7-9	4-8	3-5
Nombre des soies bidentées dans un faisceau dorsal antéclitellien.	4-6	7-10	4-8	—	4-8	3-5
Rapport entre la longueur de leurs dents	dents égales, la proximale plus mince que la distale.	dents égales, la distale plus mince que la proximale.	la dent distale plus courte et plus mince que la proximale.	la dent distale plus longue et plus mince que la proximale.	la dent distale plus courte et plus mince que la proximale.	la dent distale plus longue, mais ayant la même épaisseur que la proximale.
Longueur des soies spermathéquales en μ	—	—	135-160	130-150	124	120-132
Forme et longueur en μ des soies péniales	manquent.	manquent.	bidentées, mais plus grosses que les soies normales, 135.	la dent distale plus longue et plus mince que la proximale, avec laquelle elle forme un angle droit.	semblables aux soies normales mais plus épaisses, 137-155.	manquent.
Position des pores des spermathèques par rapport à la ligne de faisceaux ventraux	latérale.	latérale.	dans la ligne.	dans la ligne.	—	dans la ligne.
Prostate	présente.	présente.	absente	absente.	absente	—

Quant à l'espèce *grimmi*, elle-même ne peut être considérée comme distincte de *moldaviensis* seulement parce que chez elle la dent distale des soies en crochet est un peu plus courte que la dent proximale, tandis que chez *moldaviensis moldaviensis* le rapport entre les dimensions des deux dents est inverse, d'autant moins que chez la sous-espèce *moldaviensis mitropolskiji* Hrabě, 1950, la dent distale de ces soies est aussi plus courte que la dent proximale. Il restera encore une petite différence entre les formes *grimmi* et *moldaviensis*, à savoir que chez la première les soies ventrales du 11[e] segment sont un peu plus grandes que le reste des soies. Par rapport aux caractères spécifiques si prégnants de l'espèce *moldaviensis*, les dimensions un peu plus grandes et même la forme un peu différente des dents des soies ventrales du 11[e] segment ne peuvent être envisagées que comme caractères de sous-espèce.

Même la position des pores des spermathèques par rapport à la ligne des faisceaux des soies ventrales (latérale par rapport à elle, chez *grimmi*, et dans la ligne même, chez *moldaviensis*) n'est pas un caractère d'espèce. Cette position est, en quelques cas, un caractère de genre.

Il y a des différences entre les 5 formes aussi en ce qui concerne le nombre des soies dans un faisceau, mais, comme il ressort du tableau n° 1, ce nombre est assez variable et ne peut être considéré comme un caractère spécifique.

D'ailleurs, ni la forme et ni les dimensions variables des soies spermathèquales et ni même la longueur du corps ou la largeur des segments, ne peuvent être considérées comme spécifiques, tant qu'elles n'auront pu être soumises à des études minutieuses.

La sous-espèce *minimus* diffère de *moldaviensis moldaviensis* et de *m. mitropolskiji* par les dimensions plus petites du corps, et par le nombre plus restreint des soies de chaque faisceau. Elle diffère de *grimmi* par la dent distale des soies en crochet, plus longue que la dent proximale (tandis que chez *grimmi* le rapport est inverse); elle diffère de l'espèce *isochaetus* par le nombre plus petit de soies dans un faisceau et par le rapport de la longueur entre les dents des soies (chez *isochaetus* les dents sont de la même longueur); et, enfin, de *danubialis*, par les dimensions plus réduites du corps et même par le rapport de longueur entre les dents des soies (chez *danubialis*, elles ont une même longueur, comme chez *isochaetus*).

La nouvelle sous-espèce diffère de toutes ces sous-espèces par la forme des soies spermathèquales, qui ont leur extrémité distale plus élargie et semblable à celle de l'espèce *Potamothrix bedoti* Piguet, 1913, plutôt qu'à celle de *P. hammoniensis* (Michaelsen).

Seules, de nouvelles investigations nous montreront si les caractères discutés ci-dessus ont, au moins, valeur de caractères de sous-espèces.

BIBLIOGRAPHIE

RINKHURST, R. O. 1963. *Taxonomical studies on Tubificidae (Annelida, Oligochaeta)*. Intern. Rev. Hydrobiol. Syst. Beihefte 2: 1-29.

EJDOVSKY, F. und AL. MRÁZEK. 1902. *Ueber Potamothrix (Clitellio?) Moldaviensis n.g. n.sp.* Sber. K. böhm. Ges. Wiss. Math. nat. Kl. 24: 1-7, 1 pl.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 48: 829-832 — Décembre 1971

Ein neuer südwestmediterraner Stenus *(Coleoptera, Staphylinidae)* 99. Beitrag zur Kenntnis der Steninen

von

Volker PUTHZ
Schlitz/Hessen

Mit 3 Textfiguren

KOCHER schreibt 1969 in seinen Supplementen zum marokkanischen Coleopterenkatalog bei *Stenus fulvicornis* Steph. (feuillet rectificatif 4, p. 4 nota): Selon PUTHZ ( ) la ssp. *setius* Bnck., (décrite comme espèce distincte) remplacerait en Afrique du Nord le *fulvicornis* s. str. Mais d'après ESCALERA, à la suite de WALKER, il y a bien 2 espèces distinctes trouvées ensemble, la seconde donnée sous le nom de *paganus* Er. que les catalogues mettent en synonymie. On doit donc en conclure ou bien que cette synonymie est fausse, ou bien les deux « espèces » d'ESCALERA correspondent à *fulvicornis* s. str. et à ssp. ( ) *setius*.

Dies Problem kann jetzt als gelöst angesehen werden, weil es sich herausgestellt hat, dass in Marokko zwei sehr ähnliche Stenen vertreten sind: *Stenus fulvicornis setius* L. Benick und eine neue Art, die im folgenden beschrieben wird.

Stenus (Hypostenus) sengleti nov. spec.

Auf den ersten Blick kaum von *S. fulvicornis* Steph. zu unterscheiden.

Schwarz, ziemlich glänzend, grob und dicht punktiert, deutlich silbergrau behaart. An den Fühlern die beiden Basalglieder braun, die Mittelglieder rötlichgelb, die Keule braun. 1. Tasterglied gelb, 2. ebenfalls gelb, aber in den apikalen zwei Dritteln angedunkelt, Basis des 3. Gliedes gelb, der Rest braun. Beine rotbraun, die Knie etwas dunkler. Clypeus ziemlich dicht beborstet, mit bräunlichgelbem Vorderrand. Oberlipper schwarzbraun, heller gesäumt.

Länge: 3,2—4,0 mm.

♂ — Holotypus: **Spanien**: Mazagon (Huelva), 14.7.1969 (SENGLET) 2 ♂♂ — Paratypen: **El Rocio** (Huelva), 16.7.1969 (SENGLET) (vom gleichen Fundort brachte Herr Senglet auch 1 ♂ *Stenus chobauti* L. Bck. mit —: neu für die iberische Halbinsel!)

2 ♂♂, 6 ♀♀ — Paratypen: **Marokko:** Esmir (J. J. WALKER).

Der Kopf ist wenig, aber deutlich schmäler als die Elytren (1070:1166 MY), seine mässig breite Stirn (mittlerer Augenabstand: 611) zweigt zwei nur flache Längsfurchen, ihr Mittelteil ist breiter als jedes der Seitenstücke, flachrund erhoben, überragt das Niveau des Augeninnenrandes. Die Punktierung ist grob und gleichmässig dicht, der mittlere Punktdurchmesser erreicht gut den grössten Querschnitt des 3. Fühlergliedes, die glänzenden Punktzwischenräume sind überall kleiner als die Punktradien, nur direkt an den Antennalhöckern grösser.

Die kurzen Fühler reichen zurückgelegt etwa bis zur Mitte des Pronotums, ihre vorletzten Glieder sind etwa so lang wie breit.

Der Prothorax ist knapp länger als breit (857 : 822), knapp vor der Mitte am breitesten, seine Seiten sind nach vorn konvex, nach hinten kaum konkav verengt. In der Hinterhälfte befindet sich jederseits ein wenig deutlicher Höcker, davor eine flache Seitenfurche; die Oberseite ist ansonsten eben. Die Punktierung ist etwas gröber als diejenige des Kopfes und auch etwas weniger dicht, trotzdem erreichen die Punktabstände nicht die Grösse der Punktradien.

Die Elytren sind wenig breiter als der Kopf (1166:1070), etwa so lang wie breit, ihre Seiten hinter den eckigen Schultern etwas gerundet, im hinteren Fünftel wenig eingezogen, ihr Hinterrand ist flachrund ausgebuchtet (Nahtlänge: 998). Naht-und Schultereindruck sind deutlich, aber nicht tief. Die Punktierung entspricht etwa derjenigen des Pronotums, die glänzenden Punktzwischenräume sind manchmal fast so gross die die Punktradien.

Das breite Abdomen ist nach hinten kaum verschmälert, die basalen Quereinschnürungen der ersten Segmente sind tief, das 7. Tergit trägt einen deutlichen apikalen Hautsaum (die Art ist geflügelt). Vorn ist die Punktierung fast so grob wie auf den Elytren, aber, besonders in den Tergitmitten, weitläufiger, die Punktabstände hier grösser als die Punktradien, ihre Stärke nimmt nach hinten ab, der mittlere Punktdurchmesser auf dem 7. Tergit ist aber immer noch grösser als der Basalquerschnitt des 3. Fühlergliedes, die Punktabstände sind deutlich kleiner als die Punkte, ebenso deutlich aber grösser als die Punktradien. Erst das 10. Tergit ist deutlich feiner und flacher punktiert.

An den robusten Beinen sind die Hintertarsen gut einhalb schienenlang, ihr 1. Glied ist etwas länger als das zweite, viel kürzer als das Klauenglied: 94—76—82—117—188; das 4. Glied ist breit, tief gelappt.

Ausser dem Hinterrand des 8. Tergites und dem 10. Tergit ist die Oberseite frei von jeglicher Netzung.

Männchen: Beine ohne Auszeichnungen. Vordersternite grob und mässig licht punktiert, 5. Sternit vor dem Hinterrand etwas abgeflacht. 6. Sternit in der Hinterhälfte mit deutlichem, ziemlich tiefem, halbkreisförmigem Eindruck, dieser loppelt so fein und dichter als das 5. Sternit punktiert und behaart. 7. Sternit mit twas längerem und tieferen Eindruck, darin ähnlich punktiert wie das 6. Sternit, m Hinterrand flach und breit ausgerandet. 8. Sternit mit schmalem, im Grunde gerundetem, dreieckigen Ausschnitt im hinteren Drittel (Sternitlänge: Ausschnitt-länge = 57:19,5). 9. Sternit apikolateral lang zugespitzt. 10. Tergit abgerundet. Aedoeagus (Abb. 2) prinzipiell wie bei *fulvicornis*, der Apex des Medianlobus jedoch deutlich breiter, die Parameren kürzer, so lang wie der Medianlobus.

Weibchen: 8. Sternit flach und breit abgerundet. Valvifera apikolateral mit langer Spitze. 10. Tergit abgerundet.

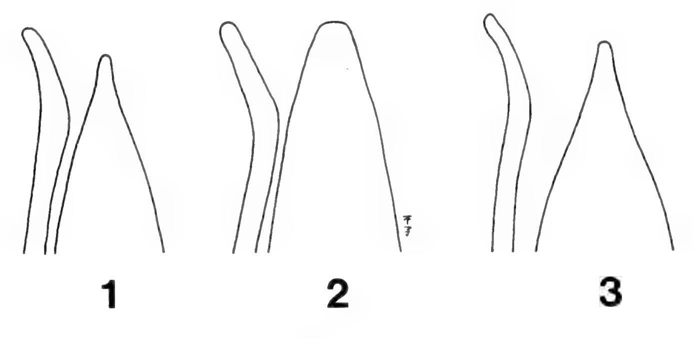


Abb. 1—3.

Ventralansicht des vorderen Medianlobus sowie der linken Paramere (im Umriss) von *Stenus fulvicornis* Steph. (Lesum, Nieder-Weser) (1) *Stenus sengleti* n.sp. (Paratypus) (2) *Stenus fulvicornis setius* Bck. (Tanger) (3).

Stenus sengleti n. sp. ist die Schwesterart des *fulvicornis* Steph. wie der Innenaufbau des Aedoeagus beweist. Er ähnelt ihm auch äusserlich stark. Die Synonyme des *fulvicornis* (*paganus* Er. und *coarctatus* Bck.) beziehen sich nicht auf die neue Art wie ich anhand von Typenuntersuchung feststellen konnte. Äusserlich ähnelt die neue Art dem *fulvicornis* stark, beide lassen sich aber wie folgt trennen:

1 (4) Kleiner und schlanker, Elytren wenig breiter als der Kopf

2 (3) Glänzender, Elytren und besonders das Abdomen weitläufiger punktiert, Punktabstände in den Tergitmitten deutlich grösser als die Punktradien. ♂: 6. und 7. Sternit mit tieferem und breiteren Eindruck. Medianlobus vorn breiter, im Verhältnis zu den Parameren länger (Abb. 2)
3,2—4,0 mm . . . . *sengleti* n. sp.
Marokko-Südspanien

3 (2) Weniger glänzend, Elytren und besonders das Abdomen dichter punktiert Punktabstände in den Tergitmitten höchstens so gross wie die Punktradien meist kleiner. ♂: 6. und 7. Sternit flacher und schmäler eingedrückt Medianlobus vorn schmäler, im Verhältnis zu den Parameren kürzer (Abb. 1) 3,2—4,0 mm . . . . *fulvicornis* Stephens
Europa (untersuchtes Material: über 200 Exemplare)

4 (1) Grösser und robuster, etwa von der Gestalt des *Stenus similis* (Herbst), Elytren viel breiter als der Kopf. Punktierung ebenso dicht wie bei *fulvicornis*. ♂: wie bei *fulvicornis*, der Apikalausschnitt des 8. Sternits jedoch weniger tief (Sternitlänge: Ausschnittlänge = 70:20).
Aedoeagus (Abb. 3), wie bei *fulvicornis*

4,1—4,5 mm . . . . *fulvicornis setius* L. Benick
Algerien — Tunesien — Marokko — Spanien — Portugal. Iberische Exemplare, die sehr gross sind, rechne ich zu ssp. *setius*, obwohl sie nicht ganz so gross wie die nordafrikanischen Stücke sind. Sie weichen jedoch deutlich genug von den übrigen europäischen Stücken ab.
Vom ebenfalls äusserlich ähnlichen *Stenus latifrons* Er. unterscheidet man *sengleti* sofort durch seine fehlende Netzung.

Ich dediziere diese neue Art ihrem verdienstvollen Sammler, Monsieur A. Senglet (Genf.).

Holotypus im Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Paratypen im British Museum Natural History (London) und in meiner Sammlung.

Ergänzende Mitteilung zur marokkanischen *Stenus*-Fauna: *Stenus fornicatus* Steph. war von Kocher (nach Escalera) ebenfalls aus Marokko gemeldet worden, der Fund galt aber als zweifelhaft. Ein Weibchen dieser Art von Esmir (J. J. Walker) fand sich aber in coll. Champion (British Museum), so dass diese Art nun also doch zur marokkanischen Fauna gezählt werden muss.

LITERATUR

Kocher, L. 1969. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc. Feuillets rectificatifs.* Trav. Inst. Sci. Chérif. Fac. Sci. Rabat.

Puthz, V. 1967. *Über westmediterrane, insbesondere marokkanische Stenus-Arten (Coleoptera, Staphylinidae)* 35. *Beitrag zur Kenntnis der Steninae.* Bull. Soc. Sci. nat. Phys. Maroc 46 (1966): 267-280.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 49: 833-850 — Décembre 1971

Contribution à la connaissance des Cyclopides *(Crustacea, Copepoda)* des grottes et des eaux interstitielles de Suisse

par

Corneliu PLEȘA [1]

Avec 4 figures et 4 tableaux de mensurations [2]

INTRODUCTION

En août 1968, nous avons eu l'occasion d'effectuer un court voyage d'études biospéléologiques en Suisse. Grâce à l'aide précieuse qui nous a été accordée par la Société suisse de Spéléologie et plus particulièrement par son bibliothécaire, M. Raymond Gigon, nous avons parcouru quelques régions intéressantes (voir Pleșa et Gigon, sous presse) en y recherchant, tant la faune des grottes que celle des milieux aquatiques interstitiels (psammique et hyporréiques).

Strinati (1966) a réuni, dans un magnifique travail de synthèse, toutes les données se rapportant à la faune cavernicole de la Suisse, ce qui nous dispense de refaire ici l'historique des recherches concernant les Copépodes, d'autant plus que Lindberg (1962) a dressé une liste des Cyclopides signalés en Suisse.

Il convient toutefois de rappeler que les premières investigations minutieuses concernant les Copépodes de Suisse ont été effectuées par les frères Albert et

[1] Dr Corneliu Pleșa, Institut de Spéologie « E. Racovitza », secteur Cluj, Str. Clinicilor 5, CLUJ (Roumanie).
[2] Toutes les mensurations ont été faites selon la méthode indiquée dans un ouvrage antérieur (Pleșa, 1961).

Edouard GRAETER de Bâle. Tandis que le premier (A. GRAETER, 1903) entreprenait d'amples recherches sur les bassins épigés, le second (E. GRAETER, 1907 et 1910-11) abordait pour la première fois l'étude des milieux souterrains et plus particulièrement des grottes. Les premières récoltes de ce dernier ont permis l'identification de Cyclopides dans quatre grottes: Haslerhöhle *(Eucyclops serrulatus* et *Megacyclops (M.) viridis)*, Grotte de Môtiers *(Eucyclops subterraneus)*, Hölloch *(E. subterraneus, E. (Stygocyclops) teras* et *Megacyclops (M.) viridis)* et Lauiloch *(E. Stygocyclops) teras)*. Quelques années plus tard, c'est Pierre-Alfred CHAPPUIS (1920) qui, dans un remarquable mémoire de thèse apporta une importante contribution à la connaissance de la faune des eaux souterraines de Suisse, y compris les Copépodes. Vingt-huit ans plus tard, le même auteur (CHAPPUIS, 1948) fournit de nouvelles données en étudiant les Crustacés récoltés dans les eaux phréatiques de plusieurs endroits du pays par le regretté acarologiste C. WALTER de Bâle.

En ce qui concerne les Cyclopides, à côté des recherches signalées par LINDBERG (1962), il faut ajouter celles de KIEFER et EINSLE (1962) se rapportant aux représentants du genre *Cyclops* récoltés dans les lacs de Suisse, ainsi que celles de DUSSART (1966) se rapportant au benthos du lac Léman.

Mais, quoi qu'il en soit, certaines espèces décrites pour la première fois de Suisse, sont restées jusqu'à présent mal connues, d'autant plus qu'il s'agissait de certaines formes troglobies.

La présente note apporte de nouvelles données concernant 8 genres, espèces et sous-espèces appartenant à la famille des *Cyclopidae*, que nous avons eu la chance de récolter dans les milieux énumérés ci-après.

Qu'il nous soit permis d'exprimer ici nos plus vifs remerciements aux personnes suivantes: notre ami, M. Raymond Gigon en compagnie duquel nous avons effectué la plupart de nos recherches en Suisse; MM. Bernard Dudan, Georges Prébandier ainsi que d'autres spéléologues de La Chaux-de-Fonds qui nous ont assisté dans les gorges de l'Areuse; le Dr Pierre Strinati, de Genève qui nous a donné de précieuses informations concernant certaines grottes et enfin nos amis belges Daniel Giraud-Mangin et Edmonde Vandenbrande, de Bruxelles avec lesquels nous avons prospecté la belle grotte de Saint-Béat près d'Interlaken.

BIOTOPES AYANT FOURNI DES CYCLOPIDES

I. GROTTES

I.1. *Grotte du Ruisseau* (= grotte du Gros-Fort), canton de Vaud, commune de Vaulion, alt. 1020 m.

L'eau interstitielle des plages de gravier, à proximité du ruisseau souterrain. T. = 6° C. Le 10.8.1968.

I.2. *Grotte de Vers-chez-le-Brandt*, canton de Neuchâtel, commune des Verrières, alt. 1160 m.
Petits bassins et gours situés sur le parcours ou à proximité immédiate du ruisseau souterrain. Le 5.8.1968.

I.4. *Grotte de Vert* (= grotte de Ver), canton de Neuchâtel, commune de Boudry (Gorges de l'Areuse), alt. 540 m.
Petit bassin situé non loin de l'entrée secondaire. T. = 4°2 C. Le 4.8.1968.

I.5. *Beatushöhlen* (= grotte de Saint-Béat), canton de Berne, commune de Beatenberg, alt. 690 m.
Nombreux bassins (mares sur argile, gours, etc.) disséminés sur tout l'itinéraire touristique dans la grotte. T. = 8°2 C. Le 17.8.1968.

I.6. *Hölloch*, canton de Schwyz, commune de Muotatal, alt. 740 m. Quelques marmites situées tout près de l'entrée, dans la galerie inférieure.

I. Eaux interstitielles

I.1. *Sources de l'Orbe*, canton de Vaud, commune de Vallorbe, alt. 750 m.
Eau interstitielle des plages de gravier grossier. Le 10.8.1968.

I.2. *L'Arnon*, canton de Vaud, commune de Vuitebœuf, alt. 550 m.
Eau interstitielle d'une plage de la rivière, à 300 m en amont de La Mothe, dans la forêt. Le 5.8.1968.

I.3. *Vaumarcus*, canton de Neuchâtel, commune de Vaumarcus-Vernéaz, rive nord du lac de Neuchâtel, alt. 429 m.
Prise d'eau interstitielle (psammon) au bord du lac, à proximité du parc à voitures entre Vaumarcus/NE et La Raisse/VD. Le 7.8.1968.

I.4. *Seeligraben*, canton de Berne, commune de Rüti bei Riggisberg, alt. env. 800 m.
Eau interstitielle d'une plage du torrent, immédiatement en amont du pont couvert de la route Rüti-Schwarzenburg. Le 6.8.1968.

II.5. *Starzlenbach*, canton de Schwyz, commune de Muotatal, hameau de Stalden, alt. env. 650 m.
Prise d'eau interstitielle du torrent, quelque 100 m en contrebas de l'entrée du Hölloch. Le 8.8.1968.
Tous les lieux mentionnés ci-dessus font partie du bassin hydrographique du Rhin.

REMARQUES SUR LES CYCLOPIDES IDENTIFIÉS

1. *Eucyclops serrulatus* (Fischer)

Matériel: 4 ♀♀ (dont 1 ovigère) et 1 ♂ (Beatushöhlen/I.5); 1 ♀ (L'Arnon/II.2)

Pour la femelle trouvée à l'Arnon, nous donnons les résultats des mensura-tions les plus importantes dans le tableau I.

D'après LERUTH (1939, p. 166) cette espèce serait trogloxène en Belgique KIEFER (1957, p. 64) dit la même chose quant à sa présence dans la région suc du cours du Rhin, en Allemagne Fédérale (KIEFER, 1958). D'après NAIDENOW (1967) elle serait toujours trogloxène en Bulgarie; au Japon, par contre (ITO, 1957) elle est troglophile. Etant donné la présence d'une femelle ovigère dans une de nos prises qui ne pourrait être en aucun cas interprétée comme « égarée » dans la grande grotte de Saint-Béat, il faut la considérer en Suisse comme troglophile

2. *Eucyclops subterraneus* (E. Graeter)
(Fig. 1 et 2)

Matériel: 1 ♀ (Hölloch/I.6), déposée au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Ainsi que nous l'avons démontré antérieurement (PLEȘA, 1969), *Eucyclops subterraneus* (E. GRAETER) est le nom correct qui doit être adopté pour les formes suivantes:

Cyclops macrurus var. *subterranea*, E. Graeter, 1907;
Cyclops graeteri, Chappuis, 1927;
Eucyclops miurai, Ito, 1952;
Eucyclops macrurus intermedius, Damian, 1955.

Cette intéressante espèce étant assez mal connue, nous pensons utile de décrire quelques détails de conformation de la femelle que nous avons trouvée.

A_1 composée de 12 articles; rabattue, elle atteint le rebord postérieur du 2e segment thoracique. Le dernier article de A_1 ne présente aucune lamelle hyaline; il manque même les petits denticles si caractéristiques chez certaines espèces du genre *Eucyclops*.

Les pattes P_1 — P_4 avec exo- et endopodites composés de 3 articles; formule des épines 3.4.4.3, celle des soies 5.5.5.5.

Pour les données biométriques, voir le tableau I.

E. GRAETER (1907) mentionne l'absence de la « typische Borstenbesatz » sur les rebords latéraux du 5e segment thoracique, ce qui ne correspond pas à nos observations personnelles car nous avons pu l'observer (fig. 2 *a*). Il faut toutefois

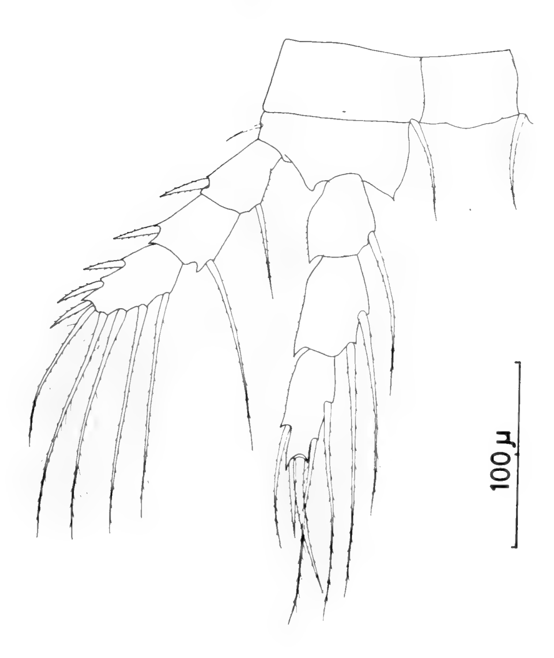


FIG. 1.

Eucyclops subterraneus (E. Graeter): P_4, ♀.

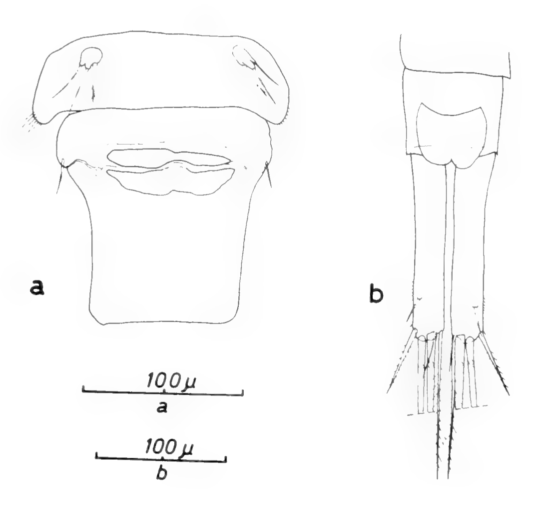


FIG. 2.

Eucyclops subterraneus (E. Graeter):
a, 5ᵉ segment thoracique avec P_5,
et segment génital, ♀, face ventrale;
b, furca, face dorsale, ♀.

reconnaître que ce caractère est beaucoup moins développé chez *E. subterraneu* que chez d'autres espèces du genre.

Cette espèce n'ayant été trouvée jusqu'ici que dans des milieux souterrains il s'agit probablement d'une forme troglobie. Elle a été identifiée en Europe e au Japon.

2 *a. Eucyclops* (s. str.) sp.

Matériel: 1 ♂ (Grotte du Ruisseau/I.1) déposé au Muséum d'histoire naturell de Genève;
1 exemplaire juvénile (Hölloch/I.6);
4 ♂♂ et 2 exemplaires juvéniles (Sources de l'Orbe/II.1), dont 2 ♂♂ ont ét déposés au Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Les mâles appartiennent très probablement à l'espèce *Eucyclops serrulatu* (FISCHER).

3. *Eucyclops (Stygocyclops) teras* (E. Graeter)
(Fig. 3 et 4; Pl. I: *a*, *b*)

Matériel: 2 ♀♀, 1 ♂ et 1 exemplaire juvénile (Hölloch/I.6); les femelles et l mâle ont été déposés au Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Femelle. Taille: longueur totale, moins les soies furcales, comprise entr 0,90-0,99 mm; largeur (céphalon) de 0,32-0,36 mm. Pour les autres détails d mensurations, voir le tableau I.

A_1 composée de 12 articles; rabattue, elle dépasse le milieu du tiers posté rieur du céphalon, ou arrive jusqu'au milieu du 2e segment thoracique.

Les exo- et les endopodites des pattes natatoires P_1 — P_4 composés d 3 articles; formule des épines 3.4.4.3, celle des soies 5.5.5.5. La conformation d la P_3 est identique à celle de la P_2 (fig. 4 *g*).

Les rebords (lobes) latéraux du 5e segment thoracique sont dépourvus de soies caractéristiques de la plupart des espèces du genre *Eucyclops* s. str. P_5 trè caractéristique, composée d'un seul article pourvu de deux soies longues e effilées (fig. 5 *i*). Sur la partie latéro-dorsale du segment génital il y a une sorte d soie effilée (le rudiment de la « P_6 »).

Mâle. A_1 composée de 14-15 articles indistincts.

Les pattes natatoires P_1 — P_4 ainsi que la P_5 ont la même conformation qu chez la femelle. P_6 bien visible, armée de 3 appendices (fig. 4 *m*).

Mentionnons que cette remarquable et rare espèce a été trouvée pour l première fois en Suisse par E. GRAETER (1907), la « terra typica » étant représenté par le Hölloch et le Lauiloch, cavités situées toutes deux dans le canton de Schwyz Un peu plus tard, le même auteur (E. GRAETER, 1910-11) apporta de nouvelle données concernant sa répartition en la signalant dans une troisième grotte

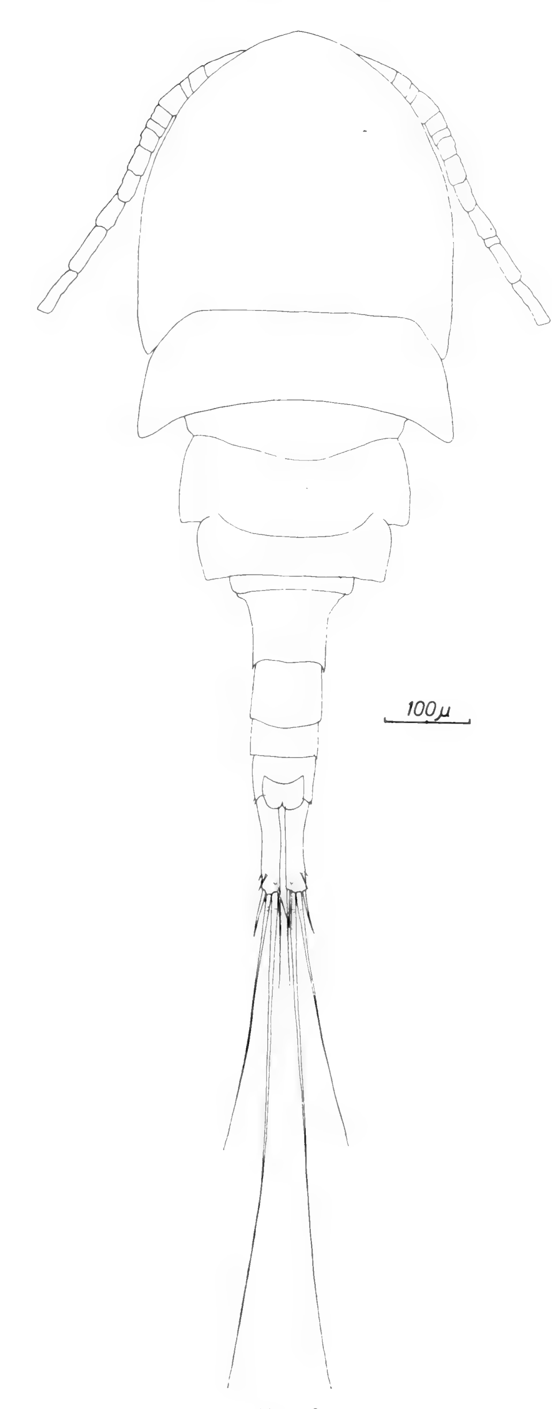


FIG. 3.
Eucyclops (Stygocyclops) teras (E. Graeter):
♀, aspect général.

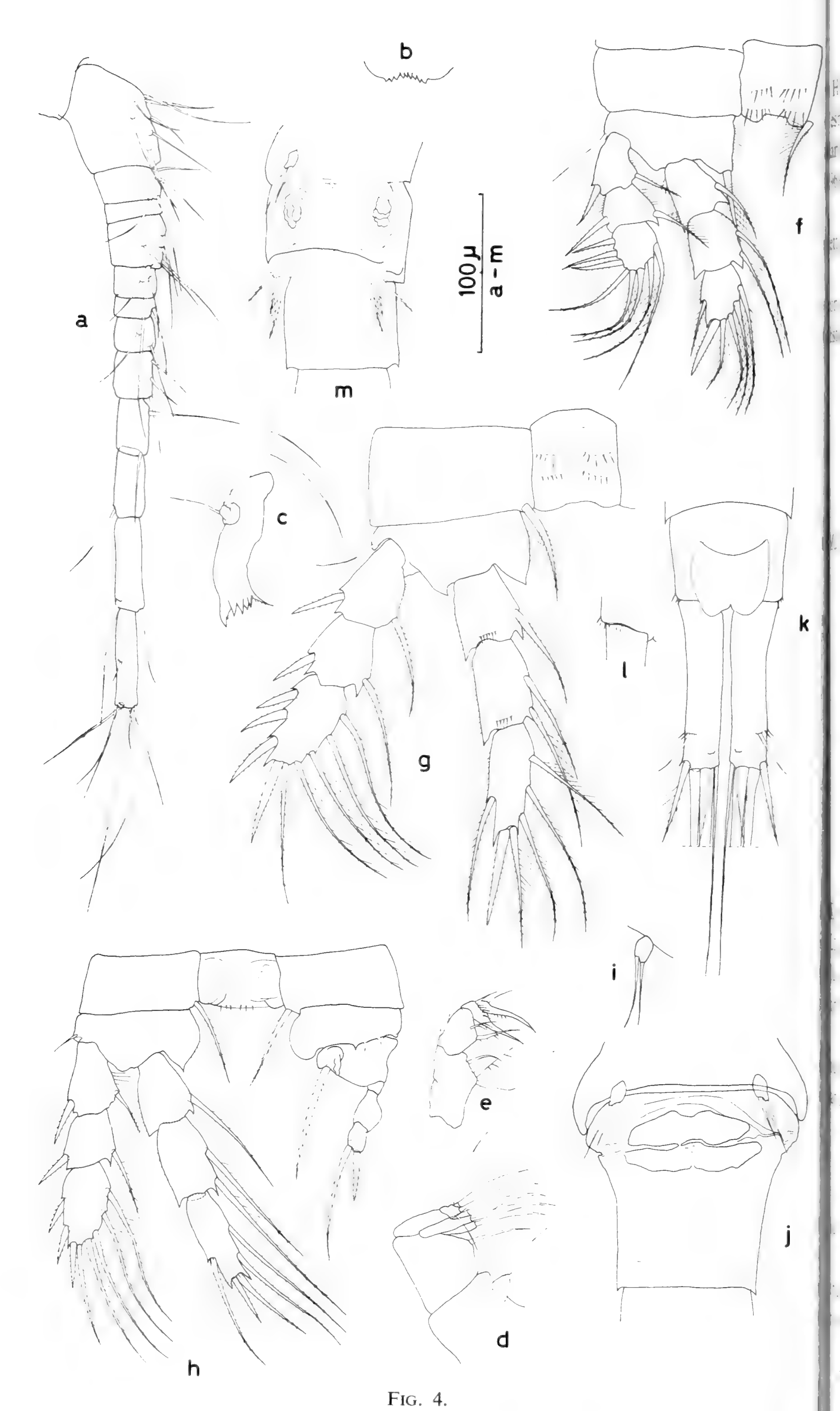


FIG. 4.

Eucyclops (Stygocyclops) teras (E. Graeter): *a*, A_1, ♀; *b*, labrum, ♀; *c*, mandibule, ♀; *d*, maxill[e], ♀; *e*, maxillipède, ♀; *f*, P_1, ♀; *g*, P_2, ♀; *h*, P_4, ♀; *i*, P_5, ♀; *j*, segment génital, ♀, face ventrale; *k*, furca, face dorsale, ♀; *l*, détail de conformation au niveau de l'insertion d'une branche furcal[e], ♀, face ventrale; *m*, segment génital, P_5 et P_6, ♂.

Höhle am Seerenbach » (canton de Saint-Gall). Pendant plus d'un demi-siècle, espèce ne fut jamais retrouvée. « Rara avis », elle est restée signalée seulement ans divers ouvrages monographiques (KIEFER, 1929; RYLOV, 1948; DUSSART, 969).

Dans son catalogue, STRINATI (1966, p. 295) la considère troglophile. Malgré ette opinion, nous croyons qu'il serait préférable de la considérer comme troglobie.

Etant donné sa position tout à fait particulière dans le genre *Eucyclops*, il onvient de la placer dans un nouveau sous-genre: *Stygocyclops* n. subg., qui se istingue par deux caractères importants:

a) P_5 armée seulement de deux appendices, longs et effilés;
b) Les rebords latéraux du Th. 5 dépourvus de soies.

4. *Paracyclops fimbriatus* (Fischer)

Matériel: 3 ♀♀ (dont 2 ovigères), 4 ♂♂ et 4 exemplaires juvéniles (Beatushöhlen/I.5);
6 ♀♀ (dont 2 ovigères) (Sources de l'Orbe/II.1);
1 ♀ et un exemplaire juvénile (L'Arnon/II.2).

Nous présentons quelques données concernant les femelles examinées:

Longueur totale (moins les soies furcales) 0,97-1,01 mm.

Formule des épines 3.4.4.3, celle des soies 5.5.5.5.

Le rapport longueur/largeur des branches furcales varie entre 4,33 et 4,68: 1.

Enp. $3P_4$: le rapport longueur/largeur de l'article varie entre 1,52 et 1.78: 1.

Cette espèce à large distribution est troglophile en: Allemagne Fédérale KIEFER, 1958), France (DUSSART, 1966), Bulgarie (NAIDENOW, 1967), Belgique LERUTH, 1939), Yougoslavie (PLEȘA, 1968), Roumanie (recherches personnelles). Quant à la Suisse, STRINATI (1966, p. 296) a parfaitement raison en la considérant omme troglophile.

P. fimbriatus est nouvelle pour les lieux que nous avons prospectés; il est outefois surprenant qu'elle ait échappé aux investigations antérieures effectuées lans la vaste grotte de Saint-Béat.

5. *Paracyclops* sp.

Matériel: 1 ♂ (Hölloch/I.6), déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Cet unique exemplaire appartient très probablement à *P. fimbriatus*, cette spèce étant signalée au Hölloch (STRINATI, 1966). Mais, quoi qu'il en soit, nous royons utile d'en présenter quelques détails:

Longueur totale (moins les soies furcales) 0,92 mm (cphlth. = 532 microns abd. = 388 microns), largeur 0.28 mm.

Enp. $3P_4$: L. art. = 37 microns, largeur = 23 microns, rapport = 1,61: 1

Longueur ép. apic int. = 52 microns, L. ép. apic. ext. = 28 microns, rapport = 1,86: 1.

Branches furcales: longueur = 72 microns, largeur = 29 microns, rapport = 2,48: 1; rapport de longueur entre les appendices apicales = 52.253.524.79 (microns).

Les exo- et les endopodites des pattes P_1 — P_4 composés de 3 articles; formule des épines 3.4.4.3, celle des soies 5.5.5.5.

TABLEAU no.

Mensurations (en microns)

Prép. no.	TAILLE					ENDOPODITE 3 P_4							BRANCHES FURCALES		
	Longueur totale	Longueur cphlth.	Longueur abdomen	Largeur	Rapport L. cphlth : L. abd.	Longueur article	largeur	Rapport L. art. : largeur	Longueur ép. ap. int.	Rapport L. ép. ap. int. : L. art.	Longueur ép. ap. ext.	Rapport L. ép. ap. int. : L. ép. ap. ext.	Longueur	largeur	Rapport Longueur : largeur
EUCYCLOPS SERRULATUS (Fisch.															
L'Arnon															
♀ 86	1191	686	505	343	1,36 1	72	30	2,40 : 1	77	1,07 · 1	54	1,43 : 1	115	27	4,26 : 1
EUCYCLOPS SUBTERRANEUS (E. Graeter															
Hölloch															
♀ 03	1182	686	496	330	1,38 1	59	24	2,46 1	74	1,25 1	43	1,72 1	135	26	5,19 · 1
EUCYCLOPS (STYGOCYCLOPS) TERAS (E. Graeter															
Hölloch															
♀ 02	902	541	361	325	1,50 : 1	57	23	2,48 : 1	58	1,02 : 1	23	2,52 : 1	92	23	4 : 1
01	992	604	388	361	1,54 : 1	61	23	2,65 : 1	59	0,97 . 1	32	1,84 : 1	100	22	4,55 : 1
♂ 01	868	529	339	253	1,56 : 1	47	17	2,76 : 1	40	0,85 : 1	22	1,82 : 1	68	17	4 : 1
MEGACYCLOPS (MEGACYCLOPS) ROBUSTUS (Sars															
Vaumarcus															
♂ 11	925	600	325	350	1,85 : 1	68	27	2,52 : 1	52	0,76 : 1	56	0,93 : 1	95	25	3,80 : 1
Starzlenbach															
♂ 12	800	508	292	298	1,74 : 1	68	25	2,72 : 1	50	0,74 : 1	45	1,11 : 1	x	x	x

5. *Megacyclops (M.) robustus* (Sars)

atériel: 1 ♂ et quelques exemplaires juvéniles (Vaumarcus/II.3);
1 ♂ (Starzlenbach/II.5) déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

La présence de cette espèce dans le psammon du lac de Neuchâtel n'est pas solite; nous l'avons d'abord identifiée dans le lac (plusieurs ♀♀ et quelques ♂♂), ı large de la plage que nous avons prospectée.

La validité de cette forme à l'égard de *M. (M.) vernalis* (FISCHER) a été vement discutée.

La formule des épines chez nos deux exemplaires était de 3.4.4.4, celle des ›ies 4.4.4.4, sans aucune asymétrie.

Rappelons que DUSSART (1966) l'avait signalée dans le psammon du Léman , auparavant, CHAPPUIS (1948) avait identifié *M. (M.) vernalis* dans une prise ·ovenant des « eaux phréatiques des alluvions » d'un endroit de Suisse non récisé (matériel récolté par l'acarologiste C. WALTER [1]).

M. (M.) robustus est une espèce considérée comme trogloxène dans le bassin u Rhin, en Allemagne Fédérale (KIEFER, 1959), et en Italie du Nord (KIEFER, 968). Jusqu'à preuve du contraire, il faut donc aussi la considérer comme ·ogloxène (=stygoxène, =phréatoxène, d'après la terminologie de divers auteurs) ı Suisse.

5 *a*. *Megacyclops (M.)* sp.

latériel: 1 ♂ (Sources de l'Orbe/II.1) déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Cet exemplaire appartient probablement à *M. (M.) robustus.*

Les pattes P_1 — P_4 avec des exo- et endopodites composés de 3 articles; ormule des épines 2(3).4.4.4, donc un cas d'asymétrie au niveau de la P_1, celle es soies 4.4.4.4.

6. *Megacyclops (Diacyclops) bisetosus* (Rehberg)

Matériel: 2 ♀♀, 6 ♂♂ et 3 exemplaires juvéniles (Grotte du Ruisseau/I.1) dont 1 ♀ et 2 ♂♂ ont été déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève;
4 ♀♀ (dont 2 ovigères), 2 ♂♂ et 2 exemplaires juvéniles (Beatushöhlen/I.5) dont 1 ♀ a été déposée au Muséum d'histoire naturelle de Genève;
2 ♀♀ (dont 1 ovigère) (Source de l'Orbe/II.1) dont 1 ♀ a été déposée au Muséum d'Histoire naturelle de Genève;
35 ♀♀ (dont 13 ovigères) 31 ♂♂ et 271 exemplaires (L'Arnon/II.2) dont 3 ♀♀ et 1 ♂ ont été déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

---

[1] Ayant obtenu le travail de C. WALTER (1947) grâce à l'amabilité de Mme Prof. Elisabeth Schmid de Bâle que nous remercions vivement, nous n'y avons pas trouvé la signification des numéros des prises mentionnés dans le travail de CHAPPUIS (l.c.).

Femelle. Longueur totale (moins les soies furcales) de 0,80 à 1,11 mm A_1 composée de 17 articles; rabattue elle arrive jusqu'au milieu du tiers postérieur du céphalon, ou même jusqu'au bout du céphalon. Chez un exemplaire (♀ 26 elle était un peu plus courte, arrivant seulement jusqu'au commencement du tiers postérieur du céphalon. Le rostre présent, plus ou moins marqué.

Pattes natatoires P_1 — P_4 avec exo- et endopodites composés de 3 articles formule des épines 2.3.3.3, celle des soies 4.4.4.4. Chez l'endopodite $3P_4$ le rapport longueur/largeur de l'article varie de 1,07 à 1,78: 1.

Branches furcales: le rapport longueur/largeur varie de 3,41 à 4,78: 1. Les deux appendices apicaux marginaux sont d'une longueur presque égale. Le rapport de longueur entre les appendices apicaux (♀ 26, ovigère): 45.298.428.40 microns).

Œufs dans un ovisac: 5, 8, 9, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21. Le diamètre des œufs varie de 36 à 45 microns.

Mâle. Longueur totale de 0,66 à 0,97 mm. A_1 composée, semble-t-il, de 16 articles indistincts. La conformation des pattes, y compris la 5[e], ainsi que des branches furcales est identique à celle de la femelle.

Pour l'endopodite 3 P_4, le rapport longueur/largeur varie entre 1,12 et 1,54: 1

Pour les branches furcales, le rapport longueur/largeur varie entre 3,05 et 5,21 : 1, et le rapport entre les appendices apicaux est identique à celui de la femelle

Bien que certains auteurs aient mis en doute l'appartenance précise de cette espèce aux milieux souterrains, il semble bien qu'elle entreprend de coloniser ces biotopes. Dans son catalogue préliminaire, Chappuis (1933, p. 35) la considère trogloxène en France et en Roumanie. Kiefer (1958) dit aussi qu'elle est trogloxène en Allemagne Fédérale, bien qu'auparavant Haine (1945-46, p. 97) l'ait signalée (elle mentionne aussi des femelles ovigère!) dans beaucoup d'endroits souterrains du même pays (de Bonn). Malgré l'opinion similaire d'auteurs postérieurs, il est certain que *M. (D.) bisetosus* est actuellement une espèce troglophile en France (Kiefer, 1954, p. 161), en Allemagne Fédérale (Dobat, 1968) en Yougoslavie (Pleșa, 1968, p. 2), etc. Rappelons qu'elle a été trouvée récemment dans les eaux interstitielles continentales d'Islande (Kulhavy et Noodt, 1968) Les résultats de nos investigations personnelles nous font penser qu'en Suisse elle est troglophile.

Pour une meilleure connaissance de la variabilité intraspécifique de cette espèce, nous présentons aussi les résultats des mensurations (tableaux II et III)

7. *Megacyclops (D.) languidoides* (Lilljeborg) s. lato

Matériel: 1 exemplaire juvénile (Seeligraben/II.4).

L'appartenance à cette espèce de notre seul individu immature est incertaine d'autant plus qu'il était un peu détérioré.

TABLEAU no. II

…ensurations (en microns) chez MEGACYCLOPS (D.) BISETOSUS (Rehb.)

Prép. no.	TAILLE					ENDOPODITE 3 P_4							BRANCHES FURCALES		
	Longueur totale	Longueur cphlth.	Longueur abdomen	Largeur	Rapport L cphlth. : L abd.	Longueur article	largeur	Rapport L art. : largeur	Longueur ép.ap.int	Rapport L ép.ap.int. : L art.	Longueur ép.ap.ext.	Rapport L ép.ap.int : L ép.ap.ext	Longueur	largeur	Rapport Longueur : largeur
Grotte du Ruisseau															
24	947	677	370	343	1,83 : 1	45	27	1,67 : 1	43	0,95 : 1	34	1,26 : 1	98	21	4,67 : 1
23	1069	677	392	334	1,73 : 1	50	28	1,78 : 1	45	0,90 : 1	33	1,36 : 1	113	24	4,71 : 1
Sources de l'Orbe															
25	894	560	334	298	1,68 : 1	38	27	1,41 : 1	44	1,16 : 1	23	1,91 : 1	92	23	4 : 1
L'Arnon															
50	802	532	[illegible]	310	1,97 : 1	31	25	1,24 : 1	29	0,94 : 1	21	1,38 : 1	89	21	4,24 : 1
49	812	523	289	343	1,81 : 1	35	28	1,25 : 1	27	0,77 : 1	18	1,50 : 1	92	24	3,83 : 1
34	824	532	292	298	1,82 : 1	29	27	1,07 : 1	29	1 : 1	18	1,61 : 1	81	18	4,50 : 1
59	830	505	325	307	1,55 : 1	40	28	1,43 : 1	32	0,80 : 1	24	1,33 : 1	102	23	4,43 : 1
60	861	541	320	310	1,69 : 1	36	25	1,44 : 1	36	1 : 1	23	1,57 : 1	86	25	3,44 : 1
55	877	559	318	292	1,76 : 1	35	26	1,35 : 1	32	0,91 : 1	23	1,39 : 1	75	22	3,41 : 1
48	947	586	361	293	1,62 : 1	35	29	1,21 : 1	38	1,09 : 1	23	1,65 : 1	81	22	3,68 : 1
47	956	604	352	289	2 : 1	33	28	1,18 : 1	33	1 : 1	23	1,43 : 1	77	21	3,67 : 1
31	957	605	352	310	1,72 : 1	36	23	1,56 : 1	34	0,94 : 1	23	1,48 : 1	79	19	4,16 : 1
54	967	597	370	280	1,61 : 1	34	24	1,42 : 1	34	1 : 1	23	1,48 : 1	84	21	4 : 1
57	974	604	370	289	1,63 : 1	36	25	1,44 : 1	36	1 : 1	25	1,44 : 1	86	18	4,78 : 1
38	983	591	392	316	1,51 : 1	34	29	1,17 : 1	32	0,94 : 1	24	1,33 : 1	88	20	4,40 : 1
33	983	604	379	325	1,59 : 1	36	27	1,33 : 1	32	0,89 : 1	20	1,60 : 1	88	21	4,40 : 1
53	983	613	370	316	1,66 : 1	36	27	1,33 : 1	35	0,97 : 1	23	1,52 : 1	86	23	3,74 : 1
27	983	622	361	307	1,72 : 1	35	23	1,52 : 1	32	0,91 : 1	18	1,78 : 1	88	22	4 : 1
32	984	623	361	307	1,73 : 1	34	28	1,21 : 1	37	1,09 : 1	27	1,37 : 1	84	23	3,65 : 1
41	984	632	352	316	1,79 : 1	37	27	1,37 : 1	34	0,92 : 1	28	1,21 : 1	81	22	3,68 : 1
52	1001	622	379	307	1,64 : 1	36	27	1,33 : 1	36	1 : 1	25	1,44 : 1	88	22	4 : 1
45	1002	623	379	x	1,64 : 1	38	28	1,36 : 1	37	0,98 : 1	25	1,48 : 1	95	22	4,32 : 1
37	1002	650	352	325	1,85 : 1	33	27	1,22 : 1	36	1,09 : 1	25	1,40 : 1	86	21	4,09 : 1
36	1010	622	388	325	1,60 : 1	37	28	1,32 : 1	30	0,81 : 1	22	1,36 : 1	92	27	3,41 : 1
29	1011	632	379	307	1,67 : 1	36	27	1,33 : 1	41	1,14 : 1	27	1,52 : 1	85	21	4,04 : 1
42	1011	641	370	292	1,73 : 1	30	27	1,11 : 1	29	0,97 : 1	23	1,26 : 1	81	23	3,52 : 1
51	1019	613	406	325	1,51 : 1	34	25	1,36 : 1	38	1,12 : 1	25	1,52 : 1	86	22	3,91 : 1
28	1019	631	388	298	1,63 : 1	36	27	1,33 : 1	36	1 : 1	27	1,33 : 1	90	21	4,28 : 1
58	1019	641	378	307	1,70 : 1	37	28	1,32 : 1	39	1,05 : 1	25	1,56 : 1	88	23	3,83 : 1
56	1020	650	370	298	1,76 : 1	36	27	1,33 : 1	36	1 : 1	24	1,50 : 1	70	18	3,89 : 1
30	1027	641	386	307	1,66 : 1	34	27	1,26 : 1	32	0,94 : 1	23	1,39 : 1	128	24	5,33 : 1
43	1029	641	388	298	1,65 : 1	32	27	1,19 : 1	30	0,94 : 1	23	1,30 : 1	86	21	4,09 : 1
39	1029	659	370	334	1,78 : 1	35	31	1,13 : 1	29	0,83 : 1	25	1,16 : 1	95	23	4,13 : 1
44	1033	645	388	334	1,66 : 1	35	30	1,17 : 1	35	1 : 1	25	1,40 : 1	88	23	3,83 : 1
40	1061	713	348	307	2,05 : 1	33	25	1,32 : 1	32	0,97 : 1	17	1,88 : 1	81	20	4,05 : 1
26	1065	668	397	328	1,68 : 1	38	27	1,41 : 1	41	1,08 : 1	27	1,52 : 1	108	23	4,69 : 1
46	1101	686	415	343	1,65 : 1	40	28	1,43 : 1	37	0,92 : 1	28	1,32 : 1	95	25	3,80 : 1
35	1119	713	406	330	1,76 : 1	40	29	1,38 : 1	38	0,95 : 1	25	1,52 : 1	90	25	3,60 : 1
Beatushöhlen															
♀ 64	920	595	325	325	1,83 : 1	41	27	1,52 : 1	46	1,12 : 1	29	1,59 : 1	101	22	4,59 : 1
63	992	595	397	307	1,50 : 1	36	29	1,24 : 1	43	1,19 : 1	29	1,47 : 1	92	21	4,38 : 1
61	1092	668	424	325	1,57 : 1	41	29	1,41 : 1	45	1,09 : 1	32	1,28 : 1	86	20	4,30 : 1
62	1092	695	397	334	1,80 : 1	42	29	1,45 : 1	43	1,02 : 1	26	1,65 : 1	104	25	4,16 : 1

TABLEAU no. II

Mensurations (en microns) chez MEGACYCLOPS (D.) BISETOSUS (Rehb.) (suite)

Prép. no.	TAILLE					ENDOPODITE 3 P_4							BRANCHES FURCALE[S]		
	Longueur totale	Longueur cphlth.	Longueur abdomen	Largeur	Rapport L.cphlth.: L.abd.	Longueur article	largeur	Rapport L.art.: largeur	Longueur ép.ap.int.	Rapport L.ép.ap.int. : L.art.	Longueur ép.ap.ext.	Rapport L.ép.ap.int.: L.ép.ap.ext.	Longueur	largeur	Rapport Longueur : largeur
Grotte du Ruisseau															
♂ 07	716	418	298	262	1,40 : 1	36	24	1,50 : 1	32	0,89 : 1	21	1,52 : 1	81	18	4,50 : 1
08	803	528	275	x	1,92 : 1	37	24	1,54 : 1	34	0,92 : 1	24	1,42 : 1	72	23	3,13 : 1
06	812	469	343	275	1,37 : 1	36	29	1,24 : 1	38	1,06 : 1	20	1,90 : 1	82	21	3,90 : 1
04	864	530	334	262	1,59 : 1	36	27	1,33 : 1	39	1,08 : 1	24	1,62 : 1	81	20	4,05 : 1
05	922	532	390	271	1,36 : 1	38	27	1,41 : 1	33	0,86 : 1	23	1,43 : 1	86	20	4,30 : 1
10	947	577	370	280	1,55 : 1	41	28	1,46 : 1	33	0,80 : 1	23	1,43 : 1	99	19	5,21 : 1
L'Arnon															
♂ 18	668	388	280	217	1,39 : 1	26	21	1,24 : 1	29	1,12 : 1	17	1,71 : 1	61	17	3,59 : 1
40	695	460	235	334	1,96 : 1	33	25	1,32 : 1	34	1,03 : 1	21	1,62 : 1	68	18	3,78 : 1
33	704	424	280	253	1,51 : 1	29	26	1,12 : 1	34	1,17 : 1	23	1,47 : 1	74	19	3,89 : 1
11	727	442	281	230	1,55 : 1	31	23	1,35 : 1	29	0,94 : 1	21	1,38 : 1	64	21	3,05 : 1
39	731	469	262	226	1,79 : 1	32	24	1,33 : 1	32	1 : 1	20	1,60 : 1	65	18	3,61 : 1
13	740	406	334	246	1,22 : 1	30	25	1,20 : 1	34	1,13 : 1	21	1,62 : 1	70	18	3,89 : 1
31	758	496	262	253	1,89 : 1	34	27	1,26 : 1	35	1,03 : 1	23	1,52 : 1	77	18	4,28 : 1
34	770	478	292	235	1,64 : 1	29	23	1,26 : 1	32	1,10 : 1	14	2,29 : 1	68	18	3,78 : 1
25	821	496	325	240	1,53 : 1	32	27	1,19 : 1	32	1 : 1	21	1,52 : 1	71	22	3,23 : 1
35	830	505	325	240	1,55 : 1	33	24	1,37 : 1	32	0,97 : 1	18	1,78 : 1	72	19	3,79 : 1
29	830	523	307	235	1,70 : 1	32	23	1,39 : 1	27	0,84 : 1	18	1,50 : 1	75	17	4,41 : 1
16	849	506	343	235	1,48 : 1	31	23	1,35 : 1	28	0,90 : 1	16	1,75 : 1	70	18	3,89 : 1
12	853	555	298	253	1,86 : 1	34	24	1,42 : 1	36	1,06 : 1	23	1,57 : 1	70	20	3,50 : 1
20	863	557	306	253	1,82 : 1	35	23	1,52 : 1	27	0,77 : 1	19	1,42 : 1	75	19	3,95 : 1
28	866	514	352	262	1,46 : 1	32	25	1,28 : 1	33	1,03 : 1	19	1,73 : 1	75	20	3,75 : 1
15	867	524	343	244	1,53 : 1	32	24	1,33 : 1	41	1,28 : 1	27	1,51 : 1	68	18	3,78 : 1
22	870	532	338	253	1,57 : 1	35	23	1,52 : 1	33	0,94 : 1	18	1,83 : 1	68	20	3,40 : 1
32	870	541	329	244	1,64 : 1	32	24	1,33 : 1	33	1,03 : 1	17	1,94 : 1	72	18	4 : 1
17	875	523	352	230	1,49 : 1	32	25	1,28 : 1	33	1,03 : 1	18	1,83 : 1	81	20	4,50 : 1
24	875	532	343	239	1,55 : 1	32	23	1,39 : 1	27	0,84 : 1	18	1,50 : 1	70	20	3,50 : 1
14	875	532	343	253	1,55 : 1	35	25	1,40 : 1	34	0,97 : 1	23	1,47 : 1	80	20	4 : 1
37	884	541	343	244	1,58 : 1	33	25	1,32 : 1	30	0,91 : 1	18	1,67 : 1	77	20	3,85 : 1
38	890	551	339	249	1,63 : 1	32	24	1,33 : 1	34	1,06 : 1	20	1,70 : 1	77	20	3,85 : 1
36	893	532	361	235	1,47 : 1	32	23	1,39 : 1	34	1,06 : 1	20	1,70 : 1	74	16	4,62 : 1
30	893	541	352	244	1,54 : 1	34	25	1,36 : 1	32	0,94 : 1	20	1,60 : 1	72	18	4 : 1
23	902	541	361	244	1,50 : 1	32	24	1,33 : 1	29	0,91 : 1	20	1,45 : 1	72	18	4 : 1
21	902	550	352	238	1,66 : 1	34	23	1,48 : 1	33	0,97 : 1	18	1,83 : 1	70	18	3,89 : 1
41	911	550	361	253	1,52 : 1	34	24	1,42 : 1	36	1,06 : 1	18	2 : 1	74	21	3,52 : 1
26	929	568	361	248	1,57 : 1	34	25	1,36 : 1	28	0,82 : 1	17	1,65 : 1	72	21	3,43 : 1
27	947	577	370	253	1,56 : 1	34	23	1,48 : 1	31	0,91 : 1	17	1,82 : 1	77	17	4,53 : 1
19	974	586	388	253	1,51 : 1	35	25	1,40 : 1	34	0,97 : 1	22	1,55 : 1	79	20	3,95 : 1

7 *a. M. (D.) languidoides clandestinus* (Kiefer)

Matériel: 1 ♀ (Grotte du Ruisseau/I.1);
2 ♀♀, 1 ♂ et 1 exemplaire juvénile (Grotte de Vert/I.4).

Description des femelles. Longueur totale (moins les soies furcales) de 0,53 à 0,66 mm. A_1 composée de 11 articles; rabattue elle arrive jusqu'au commencement du tiers postérieur du céphalon, ou jusqu'au milieu de ce tiers.

Les pattes natatoires P_1 — P_4: formule des articles 2.2/ 3.2/ 3.3/ 3.3; formule des épines 3.3.3.3, celle des soies 5.4.4.4. Chez l'endopodite 3 P_4 le rapport longueur/largeur de l'article varie de 1,24 à 1,50: 1.

Les branches furcales sont parallèles, le rapport longueur/largeur varie de 2,84 à 3,16: 1. Le rapport de longueur entre les appendices apicaux:

♀ 37: 32.153.397.27 (microns);
♀ 39: 37.189. × .31.

E. GRAETER (1910-11) a décrit de Suisse *Megacyclops languidoides zschokkei (Cyclops zschokkei).* Dans sa description, cet auteur ne donne aucun détail concernant la structure intime des pattes natatoires P_1 — P_4 et plus particulièrement la P_4. Malgré cette maigre description, les auteurs postérieurs ont donné des chiffres concernant ces structures, soit d'après le dessin original de GRAETER (une femelle entière!), soit d'après des exemplaires rapportés, plus ou moins arbitrairement, à cette « sous-espèce ». Etant donné cette situation, ainsi que la faible différence entre la sous-espèce de GRAETER et *M. (D.) languidoides clandestinus*, décrite par KIEFER (1926, pp. 276-277) des eaux phréatiques d'Öffingen, nous rapportons nos exemplaires à cette dernière, dont la description originale suffit à l'identification. Il va sans dire qu'un nouveau matériel récolté dans les biotopes originaux prospectés par E. GRAETER (Grotte de Jean-Jacques (=grotte de la Cascade à Môtiers), grotte de Covatannaz et baume du Four, toutes les trois en Suisse) pourra élucider le problème, mais quoi qu'il en soit il faut considérer le *Cyclops zschokkei* tout au plus comme *Megacyclops (Diacyclops) languidoides* s. lato!

Rappelons toutefois que LINDBERG (1953) a rapporté ses échantillons provenant de trois grottes de Turquie à la forme de GRAETER. Cet auteur distingue (l.c.) les deux sous-espèces *(zschokkei* et *clandestinus)* surtout d'après le rapport de longueur entre les deux appendices apicaux marginaux des branches furcales; et, quant au rapport longueur/largeur de l'endopodite 3 P_4, de même que pour les branches furcales, nous constatons que ces caractères se chevauchent si nous regroupons toutes les données biométriques fournies jusqu'à ce jour par les divers auteurs!

TABLEAU no. IV

Mensurations (en microns)

chez MEGACYCLOPS (D.) LANGUIDOIDES CLANDESTINUS (Kiefer)

Prép no.	TAILLE					ENDOPODITE 3 P_4							BRANCHES FURCALES		
	Longueur totale	Longueur cphlth.	Longueur abdomen	Largeur	Rapport L cphlth : L abd	Longueur article	largeur	Rapport L art : largeur	Longueur ép.ap.int	Rapport L ép.ap.int : L art	Longueur ép.ap.ext	Rapport L ép.ap.int : L ép.ap.ext.	Longueur	largeur	Rapport Longueur : largeur
Grotte du Ruisseau															
♀ 37	668	415	253	235	1,64 1	30	20	1,50 : 1	23	0,77 : 1	18	1,28 : 1	57	19	3 : 1
Grotte de Vert															
♀ 39	530	340	190	220	1,79 : 1	30	20	1,50 : 1	25	0,83 : 1	20	1,25 : 1	60	19	3,16 : 1
38	640	350	290	220	1,21 : 1	26	21	1,24 : 1	22	0,85 : 1	19	1,16 : 1	54	19	2,84 : 1

7 *b. Megacyclops (D.)* sp.

Matériel: 2 exemplaires juvéniles (Sources de l'Orbe/II.1).

Ces exemplaires appartiennent peut-être à *Megacyclops (D.) bisetosu:* (Rehb.) que nous avons identifié dans le même biotope.

8. *Graeteriella* sp.

Matériel: 1 exemplaire juvénile (Grotte de Vers-chez-le-Brandt/I.2) déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Cet unique exemplaire appartient, très probablement, à *Graeteriella unisetigera* (E. Graeter), espèce signalée dans plusieurs grottes de Suisse (STRINATI 1966); elle est nouvelle pour la grotte de Vers-chez-le-Brandt.

CYCLOPIDAE, juvéniles

Matériel: 56 exemplaires (grotte du Ruisseau/I.1);
32 exemplaires (Beatushöhlen/I.5);
3 exemplaires (Sources de l'Orbe/II.1);
45 exemplaires (L'Arnon/II.2).

Tous ces exemplaires étant trop jeunes (des nauplii et des copépodites I-II), leur appartenance n'a pu être établie.

CONCLUSIONS

Parmi les Copépodes Cyclopides que nous avons identifiés dans divers milieux outerrains de Suisse, une espèce est *trogloxène (Megacyclops (M.) robustus)*, rois sont *troglophiles (Eucyclops serrulatus, Paracyclops fimbriatus* et *Megacyclops (D.) bisetosus)*, et quatre sont *troglobies (Eucyclops subterraneus, E. (Stygocyclops) teras, Megacyclops (Diacyclops) languidoides clandestinus* et *Graeteriella* sp.).

Ce matériel nous a permis d'apporter de nouvelles données concernant la tructure et la variabilité morphologique de certaines formes insuffisamment onnues, surtout *Megacyclops (D.) bisetosus, Eucyclops subterraneus, E. (Stygocyclops) teras* et *Megacyclops (D.) languidoides clandestinus.*

De toutes ces formes, il faut mettre en évidence la redécouverte de *Eucyclops (Stygocyclops) teras*, espèce restée cachée aux investigateurs pendant soixante ans t qui semble être endémique en Suisse.

En nous basant sur la structure particulière de cette dernière espèce nous avons pu proposer un nouveau sous-genre: *Stygocyclops* n. subg.

BIBLIOGRAPHIE

CHAPPUIS, P. A. 1920. *Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel.* Thèse, Stuttgart, 88 pp.

— 1933. *Copépodes (première série), avec l'énumération de tous les Copépodes cavernicoles connus en 1930.* Arch. zool. exp. gén. 76 (1): 1-57.

— 1948. *Copépodes, Syncarides et Isopodes des eaux phréatiques de Suisse.* Rev. suisse Zool. 55 (30): 549-566.

DOBAT, K. 1968. *Mitteilung über die aquatile Fauna einiger Höhlen der Schwäbischen Alb.* Mitt. Verb. dt. Höhlen Kartsforsch. 14: 31-33.

DUSSART, B. 1966. *Copépodes de la faune benthique du Léman.* Vie et Milieu 17 (1-B): 283-302.

— 1969. *Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. II. Cyclopoïdes et Biologie.* Ed. N. Boubée & Cie, Paris, 292 pp.

GRAETER, A. 1903. *Die Copepoden der Umgebung von Basel.* Thèse, Rev. suisse Zool. 11: 419-541.

GRAETER, E. 1907. *Über Höhlencopepoden.* In Steinmann P. & E. Graeter. *Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna.* Zool. Anz. 31 (25): 847-851.

— 1910-11. *Die Copepoden der unterirdischen Gewässer.* Thèse, Arch. Hydrobiol. 6: 1-48 et 111-152.

HAINE, E. 1945-46. *Die Fauna des Grundwassers von Bonn mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceen.* Thèse, Melle in Hannover, 144 pp.

KIEFER, F. 1926. *Über einige Krebse aus der Wasserleitung von Oeffingen.* Schr. Ve Gesch. Naturgesch. Baar 16: 273-283.

— 1929. *Cyclopoida Gnathostoma.* In: *Das Tierreich* 53 (2), 102 pp.

— 1954. *Einige Cyclopiden aus Südfranzösischen Höhlen.* Notes biospéol. 9: 157-165

— 1957. *Ruderfusskrebse (Crustacea Copepoda) aus dem Grundwasser des südliche Oberrheingebietes.* Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz N. F 7 (1): 53-68.

— 1959. *Unterirdisch lebende Ruderfusskrebse vom Hochrhein u. Bodensee.* Beitr naturkundl. Forsch. Südwestdeutschl. 18 (1): 42-52.

KIEFER, F. & U. EINSLE. 1962. *Über das Vorkommen verschiedener Arten der Gattun Cyclops (s. restr.) in schweizerischen Seen.* Schweiz. Z. Hydrol., Base 24 (1): 44-48.

KULHAVY, V. & W. NOODT. 1968. *Über Copepoden (Crustacea) aus dem limnische Mesopsammal Islands.* Gewässer Abwässer 46: 50-61.

LERUTH, R. 1939. *La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique* Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg. 87: 506 pp.

LINDBERG, K. 1953. *Cyclopides (Crustacés copépodes) de la Turquie en particulier comm habitants de grottes.* Istanbul Univ. Fen Fak. Hidrobiol. Araşt. Enst Yayinlar. Seri B 1 (3): 149-185.

— 1962. *Cyclopides (Crustacés copépodes) des environs de Genève avec une liste de espèces rapportées de Suisse.* Arch. Sci. Genève 15: 259-276.

NAIDENOW, W. 1967. *Cladoceren und Cyclopoide Copepoden aus den grundwassern Bul gariens.* Bull. Inst. Zool. Mus. Acad. Bulgare Sci. 24: 97-101.

PLEŞA, C. 1961. *Redescription of the subterranean freshwater Cyclopoid Acanthocyclop reductus propinquus Pleşa (Copepoda).* Crustaceana 3 (1): 47-55.

— 1968. *Sur quelques Cyclopides (Crustacea, Copepoda) cavernicoles de Slovéni (Yougoslavie).* Rass. Speleol. ital. 3-4: 1-8.

— 1969. *Note critique sur quelques Cyclopides (Crustacea, Copepoda) des eau souterraines de Roumanie* (en roumain, avec rés. français). Lucr. Inst Speol. « Emil Racoviţă » 8: 81-89.

STRINATI, P. 1966. *Faune cavernicole de la Suisse.* Thèse, Ed. CNRS, 484 pp.

WALTER, C. 1947. *Neue Acari (Hydrachnellae, Porohalacaridae, Trombidiidae) aus sub terranen Gewässern der Schweiz und Rumäniens.* Verh. Naturf. Ges Basel 58: 146-238.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 50: 851-867 — Décembre 1971

Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schwärmzeit von *Chironomus plumosus* L. im Jahresverlauf

von

F. RÖMER und S. ROSIN

Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen

Chironomus plumosus L. gilt wie andere Chironomiden als Dämmerungsschwärmer (SYRJÄMÄKI, 1966 und 1967; KOSKINEN 1969), doch können zuweilen kleinere Schwärme bei vollem Sonnenlicht festgestellt werden (FISCHER, 1969 *b*; eigene Beobachtungen). Ähnliches erwähnt HILSENHOFF (1966): am Winnebago-See (USA) schwärmt *Ch. plumosus* hauptsächlich während der Abend und Morgendämmerung, jedoch auch zu jeder anderen Tageszeit. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass ausser dem tagesperiodischen Lichtwechsel noch andere Faktoren beim Schwärmen eine Rolle spielen.

SYRJÄMÄKI (1966) hat bei der nahe verwandten Art *Ch. pseudothummi* Strenzke gezeigt, dass der Lichtintensitätsbereich während des Schwärmens stark von der Lufttemperatur abhängig ist. Unsere Untersuchungen bestätigen diese Befunde für *Ch. plumosus* und zeigen, dass die Wassertemperatur als weiterer Faktor hinzukommt.

Ch. plumosus schwärmt an den Ufern des Wohlensees bei Bern vom Mai bis in den Oktober. Während dieser ausgedehnten Schwärmperiode variieren die Sonnenuntergangszeiten, die Luft- und die Wassertemperaturen ganz beträchtlich. Die Bedeutung, die der Tageszeit, dem Licht und der Temperatur für das Schwärmen zukommen, kann deshalb an dieser Art besonders gut untersucht werden.

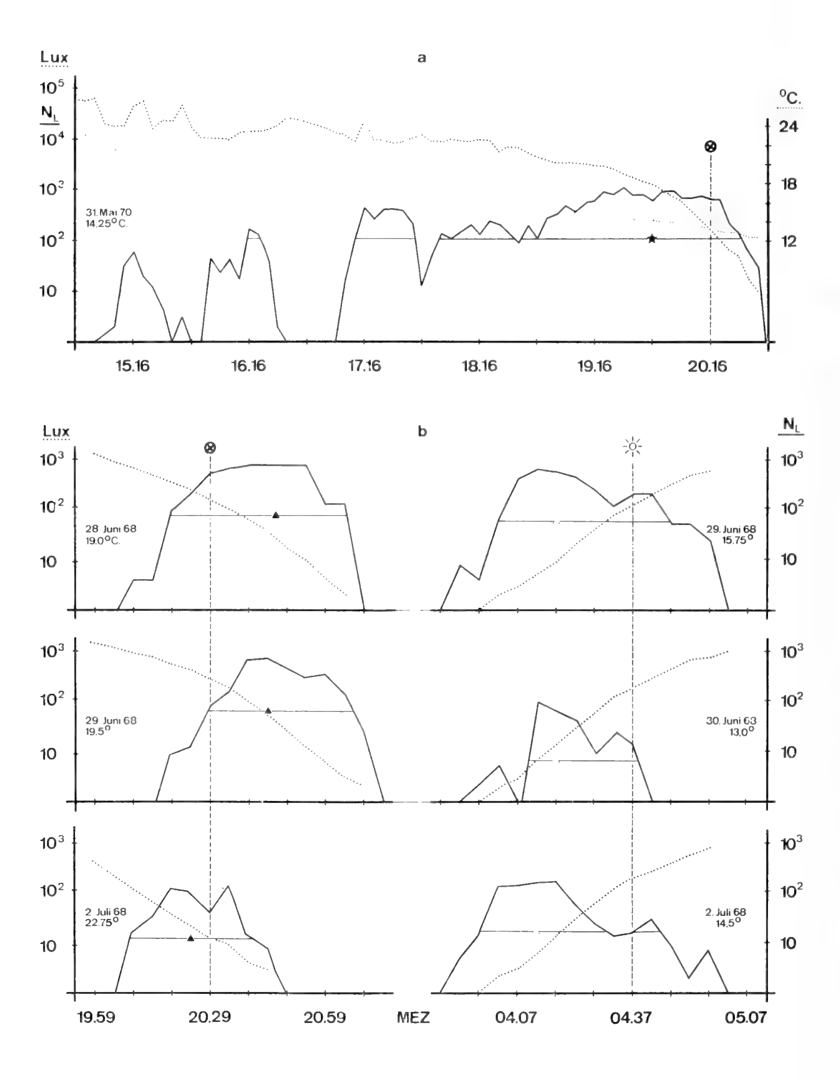


ABB. 1.

Schwärmzeit und Schwarmgrösse bei verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen *a)* Abenddämmerungsschwärmen im Frühjahr (31. Mai 1970). *b)* Abend- und Morgendämmerungsschwärmen kurz nach der Sonnenwende (28. Juni — 2. Juli 1969). — Abszisse: MEZ mitteleuropäische Zeit; senkrechte, gestrichelte Linie: mathematischer Sonnenuntergang bzw Sonnenaufgang für Bern. — Ordinate: punktierte Linie: Lichtintensität in Lux; dünn-punktierte Linie: Lufttemperatur in °C.; ausgezogene Kurve: Schwarmgrösse N_L (Zahl der durch Locktöne erfassten Männchen); waagrechte Linien: Schwärmzeiten. Übrige Symbole wie in Abb. 2.

MATERIAL UND METHODE

Auf dem etwa 100 m vom Wohlensee bei Bern (46° 58′ N; 7° 19′ E) entfernten Beobachtungsfeld, einer gegen den See hin offenen Waldlichtung, bildet sich regelmässig während der ganzen Schwarmsaison über der als optische Marke wirkenden Versuchsapparatur ein Schwarm (RÖMER, 1970*a*, S. 604). Ausserhalb der Schwärmzeit sitzen die Mücken auf der Vegetation, besonders häufig auf der Unterseite von Buchenblättern. Während dieser Ruhephase reagieren sie nicht auf Locktöne.

Als Mass für die Schwarmgrösse diente die Zahl der mit vorgespielten Tönen angelockten Männchen (RÖMER, 1970*b*, S. 949 *f.*). Für jeden Beobachtungstag wurden die Versuchsserien zeitlich so angesetzt, dass der mathematische Sonnenuntergang für Bern genau zwischen zwei Serien fiel; somit entsprechen sich die Messwerte verschiedener Tage genau in ihrem zeitlichen Verlauf bezogen auf den Sonnenuntergang. Als maximale Schwarmgrösse diente ein Mittelwert aus den drei Locktonserien mit der grössten Anprallhäufigkeit (RÖMER und ROSIN, 1969); die Zeit, während der der Schwarm mindestens 10% dieser Maximalgrösse erreichte, ist als Schwärmzeit definiert worden (Abb. 1). Die Lichtintensität wurde mit einem Luxmeter alle 5 Minuten zu Beginn jeder Versuchsserie gegen den Zenith hin gemessen (Luxmeter: Typ UVA — Lux der Firma Gossen, BRD; zum Vergleich mit anderen Untersuchungen müssen die Werte noch mit einem Korrekturfaktor für Tageslicht von 1,2 multipliziert werden).

Das Beobachtungsfeld liegt jeweils schon einige Zeit vor dem mathematischen Sonnenuntergang im Schatten. Zur Zeit der Sonnenwende herrschen bei Sonnenaufgang und -untergang dort spiegelbildliche Lichtverhältnisse (Abb. 1*b*). Die Horizontlinie wird gegen Osten und Westen durch dichten Mischwald gebildet.

Die Lufttemperatur und die Luftfeuchtigkeit sind beim Schwarmplatz in 1,4 m Höhe über dem Boden mit einem Thermohygrographen gemessen worden. Die Wassertemperatur des Wohlensees ist im Rahmen einer anderen Untersuchung (KLÖTZLI, RÖMER und ROSIN, 1971) am Grund einer 4 m tiefen Stelle durch einen allerdings nicht sehr empfindlichen Monatsthermographen registriert worden. Da der See keine Temperaturschichtung zeigt, dürfte diese Temperatur für weite Gebiete des Seebodens gelten.

DIE ABENDLICHEN SCHWÄRMZEITEN IM JAHRESVERLAUF (Abb. 2 und Tab. 1)

In den Jahren 1967 bis 1970 sind die Abendschwärmzeiten vom 4. Mai bis am 12. Oktober an 56 Tagen registriert worden. Während dieser Zeit verschiebt sich der Sonnenuntergang zunächst von 19.44 Uhr MEZ (4. Mai) um 45 Minuten auf 20.29 (Sonnenwende) und danach bis am 12.10. wieder um 160 Minuten auf 17.49 Uhr zurück.

Die Schwärmzeit beschreibt einen ähnlichen Jahresbogen; nur verläuft er viel steiler als der Bogen der Sonnenuntergangszeiten: Bis zur Sonnenwende liegt

die Zeit der maximalen Schwarmgrösse vor Sonnenuntergang, von da an bis am 21.8. jedoch nach Sonnenuntergang und nach diesem Datum wieder vorher. Die Helligkeit zur Zeit des Schwärmens ist also im Jahresverlauf starken Schwankungen unterworfen.

DIE HELLIGKEIT WÄHREND DER ABENDLICHEN SCHWÄRMZEIT IM JAHRESVERLAUF
(Abb. 3)

Zur Zeit des Sonnenuntergangs herrschen stets vergleichbare Lichtverhältnisse. Von etwa 10 000 Lux zwei Stunden vor Sonnenuntergang sinkt die Lichtintensität auf Werte, die bei Sonnenuntergang und wolkenlosem Himmel um 200 Lux betragen. 30 Minuten nach Sonnenuntergang liegt die Lichtintensität jeweils unterhalb 10 Lux (Abb. 1).

Die Schwärme bilden sich zur Zeit dieser beträchtlichen Helligkeitsänderungen. Abb. 2 und Abb. 3 zeigen aber, dass die oben erwähnte Verschiebung der

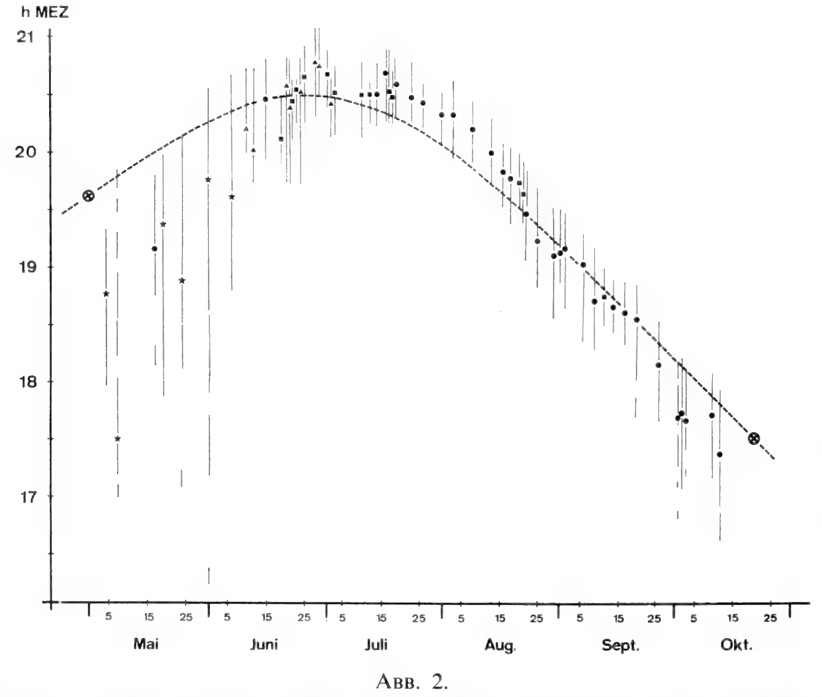


ABB. 2.

Abendliche Schwärmzeiten im Jahresverlauf. Dicke, gestrichelte Linie: Mathematischer Sonnenuntergang für Bern. — Senkrechte, dünne Linien: Schwärmzeit. — Die Sterne (1970), die Kreise (1969), die Dreiecke (1968) und die Vierecke (1967) bezeichnen die Zeit der maximalen Schwarmgrösse.

:hwärmzeiten relativ zu den Sonnenuntergangszeiten zu einer beträchtlichen ariation in den Helligkeitswerten zur Schwärmzeit führt: Im Frühjahr und erbst erreicht der Schwarm seine maximale Grösse zwischen 5000 Lux und 100 Lux, von Mitte Juli bis Mitte August jedoch erst, wenn die Lichtintensität ıf 50 Lux bis 10 Lux abgesunken ist (Tab. 1). Die Mücken schwärmen also wohl :i relativ geringer Helligkeit, im Verlaufe der Jahreszeit jedoch bei Lichtintensiten, welche um zwei Zehnerpotenzen auseinanderliegen können.

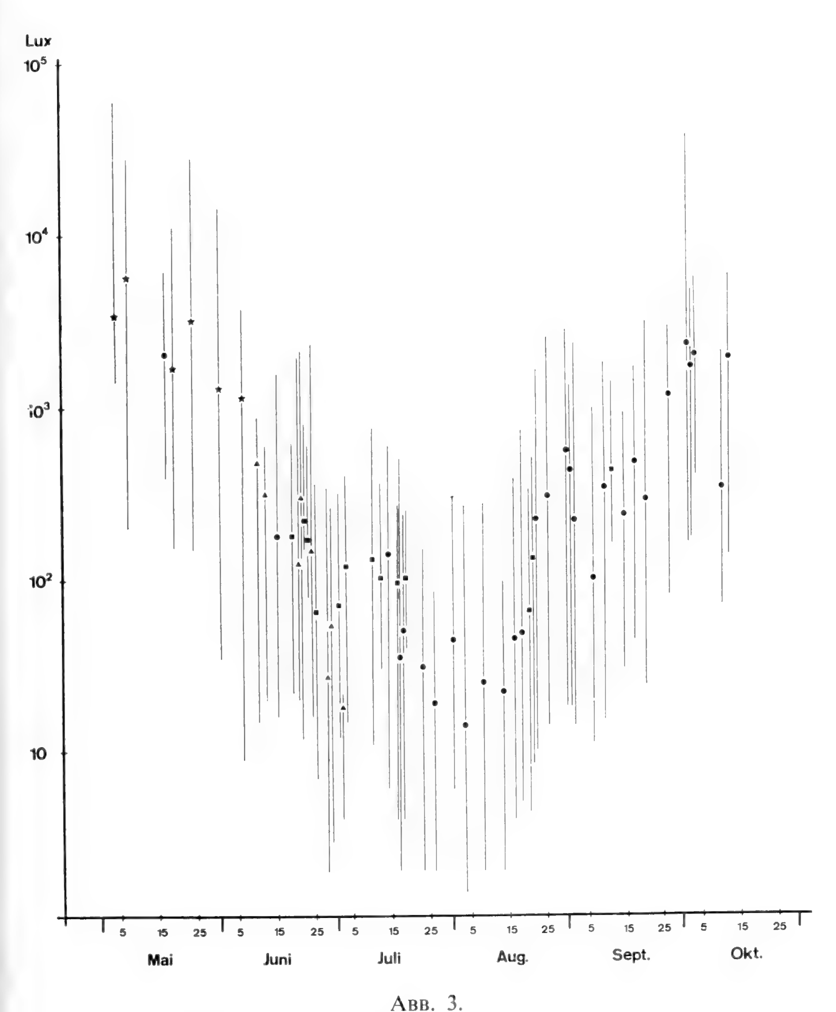


ABB. 3.

Lichtintensitätsbereiche während der Schwärmzeit im Jahresverlauf. Symbole wie in Abb. 2.

TAB. 1

Messwerte zu den Beobachtungstagen der Jahre 1969 und 1970. U) *Zeit, bzw Lich intensität beim mathematischen Sonnenuntergang für Bern.* S max.) *Zeit, bzw Lich intensität bei maximaler Schwarmgrösse.* D) *Zeitliche Differenz zwischen* U *und* S ma L) *Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse.* W) *Mittlere Wassertemperatu von 200 Grad-Tagen vom Vortag des Schwärmens an zurückgezählt.* K) *Kombinier Temperatur:* L+0,8135 W, *vergl. Text.*

Datum	MEZ		Min.	Lux		°C		
	U	S max.	D	U	S max.	L	W	K
4. 5.70	19.44	18.46	−58	400	3400	13.5	6.2	18.5
7. 5.70	19.48	17.31	−137	160	5700	16.8	6.5	22.1
17. 5.69	20.00	19.10	−50	165	2050	15.3	9.1	22.7
19. 5.70	20.03	19.23	−40	170	1700	14.0	7.6	20.2
24. 5.70	20.08	18.43	−25	150	3200	14.5	7.9	20.9
31. 5.70	20.16	19.46	−30	170	1300	14.3	9.0	21.6
6. 6.70	20.22	19.37	−45	120	1150	16.0	9.7	23.9
15. 6.69	20.27	20.27	0	180	180	16.3	12.2	26.2
14. 7.69	20.23	20.30	+ 7	270	140	17.5	15.3	29.9
17. 7.69	20.22	20.42	+20	200	35	20.3	15.4	32.8
18. 7.69	20.21	20.36	+15	190	50	19.3	15.4	31.8
23. 7.69	20.14	20.29	+15	157	31	21.0	15.1	33.3
26. 7.69	20.11	20.26	+15	100	19	20.5	16.3	33.8
31. 7.69	20.05	20.20	+15	300	44	17.3	17.3	31.4
3. 8.69	20.00	20.20	+20	200	14	17.8	17.3	31.9
8. 8.69	19.53	20.13	+20	300	25	18.5	17.6	32.8
13. 8.69	19.45	20.00	+15	75	22	18.0	18.7	33.2
16. 8.69	19.40	19.50	+10	170	44	14.3	19.1	29.8
18. 8.69	19.36	19.47	+11	300	48	14.8	18.9	30.2
22. 8.69	19.28	19.28	0	220	220	14.3	18.4	29.3
25. 8.69	19.24	19.14	−10	130	300	12.8	17.5	27.0
30. 8.69	19.15	19.07	− 8	230	550	12.5	15.9	25.4
31. 8.69	19.13	19.08	− 5	200	430	13.8	15.6	26.5
1. 9.69	19.11	19.09	− 2	170	222	15.8	15.2	28.2
6. 9.69	19.02	19.02	0	100	100	16.0	14.6	27.9
9. 9.69	18.56	18.43	−13	100	336	15.5	14.8	27.5
14. 9.69	18.46	18.40	− 6	80	236	14.3	15.6	27.0
17. 9.69	18.39	18.37	− 2	390	475	13.5	15.9	26.4
20. 9.69	18.33	18.33	0	285	285	12.0	15.8	24.9
26. 9.69	18.21	18.09	−12	390	1180	14.0	15.3	26.4
1.10.69	18.11	17.41	−30	160	2300	13.5	15.0	25.7
2.10.69	18.09	17.44	−25	290	1700	10.8	15.0	23.0
3.10.69	18.07	17.40	−27	400	1990	14.0	15.0	26.2
10.10.69	17.53	17.43	−10	220	340	11.3	14.5	23.1
12.10.69	17.49	17.22	−27	300	1920	12.8	14.4	24.5

Trotz der im Jahresverlauf sehr grossen Unterschiede sind aber für einen bestimmten Tag die Helligkeitsverhältnisse für das Schwärmen von ausschlaggebender Bedeutung, wie die folgenden Beobachtungen bei wechselnder Bewölkung zeigen.

Die unterschiedlichen Helligkeiten zur Zeit des Sonnenunterganges (Tab. 1) sind auf atmosphärische Unterschiede zurückführbar. Dicke Wolkendecken bewirken eine Verdunkelung, lockere Schönwetterwolken oder Dunst dagegen eine reflexionsbedingte Erhellung. Solche Unregelmässigkeiten wirken sich auf das Schwärmen aus.

Abb. 1 *a*: Am 31.5.70 zogen bei leichtem Westwind sehr dicke und sehr breite Wolkenbänke vorüber, was zu starker Verdunkelung und Wiederaufhellung führte. Bei vorzeitiger Verdunkelung von 15.01 bis 15.11, von 15.26 bis 15.36 und von 15.46 bis 16.26 Uhr bildete sich mit einer gewissen zeitlichen Verzögerung je ein kleiner Schwarm, der wieder verschwand. Während einer Aufhellung von etwa 35 Minuten Dauer waren von 16.26 bis 17.01 alle Mücken wiederum verschwunden. Erst von 17.06 an wuchs der Schwarm erneut zu beachtlicher Grösse heran.

Abb. 1 *b* zeigt die Schwarmgrösse und die Lichtintensität an drei Abenden mit unterschiedlichen Lichtverhältnissen zur Zeit der Sonnenwende. Am 28.6.68 war der Himmel wolkenlos, am 29.6.68 war es infolge leichter Bewölkung etwas heller und am 2.7.68 verdunkelte eine zusammenhängende Decke aus schweren Gewitterwolken den Himmel ausserordentlich früh. Die Schwärmzeiten an diesen drei Tagen sind den Lichtverhältnissen entsprechend verschoben; besonders deutlich kommt dies am 2.7.68 zum Ausdruck.

Die jahreszeitliche Verschiebung der beim Schwärmen herrschenden Lichtintensitäten von weniger als 50 Lux bis auf über 5 000 Lux kann ihren Grund in den wechselnden Temperaturverhältnissen haben. Die Bedeutung der Temperatur soll daher näher untersucht werden.

DIE HELLIGKEIT WÄHREND DER SCHWÄRMZEIT IN ABHÄNGIGKEIT VON DER LUFTTEMPERATUR

Abb. 4 *a* zeigt die Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (Vergl. auch Tab. 1). An kühlen Abenden schwärmen die Mücken im Durchschnitt bei grösserer Helligkeit als an warmen Abenden. Diese negative Korrelation zwischen Lufttemperatur und Helligkeit ist zwar mit $P < 0{,}1\%$ gut gesichert; sie ist jedoch nicht sehr eng (Bestimmtheitsmass $B = r^2 = 0.42$); dies spricht dafür, dass ausser der Lufttemperatur noch andere Faktoren eine Rolle spielen. Es liegt nahe, zunächst zu untersuchen, welche Bedeutung der Wassertemperatur zukommt, bei der sich die Schwarmmücken entwickelt haben.

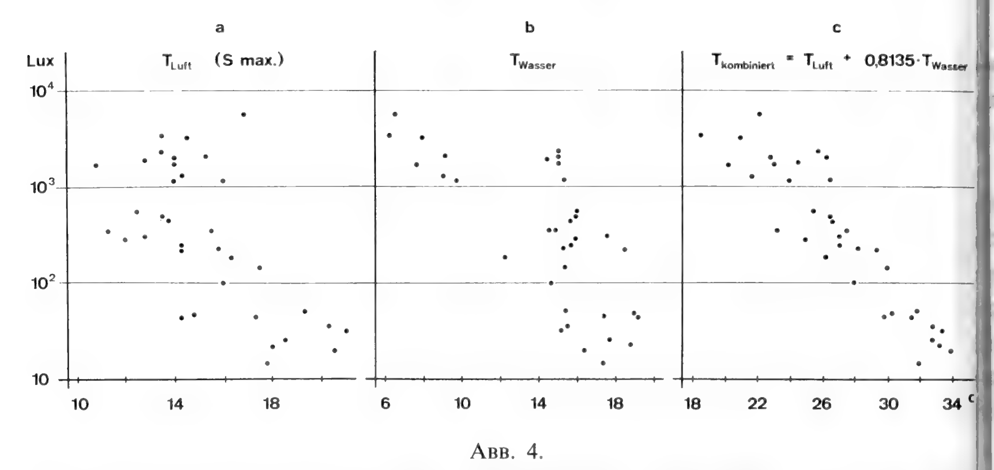


ABB. 4.

Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von verschiedenen Temperaturen. — Ordinate: Lichtintensität in Lux. — Abszisse: Temperatur in °C. — *a)* Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse. — *b)* Durchschnittliche Wassertemperatur von 200 Grad-Tagen vor dem Schlüpfen. — *c)* Kombinierte Temperatur (Vergl. Text).

DIE HELLIGKEIT ZUR ZEIT DER MAXIMALEN SCHWARMGRÖSSE IN ABHÄNGIGKEIT VON DER WASSERTEMPERATUR

FISCHER und ROSIN (1968) haben gezeigt, dass die Helligkeit, bei der *Ch. nuditarsis* schlüpft, von der Wassertemperatur abhängt. Bei 18° C. gehaltene Larven schlüpfen hauptsächlich in der Dämmerung, bei 13° C. aufgezogene jedoch am Vormittag. Es ist sehr wohl möglich, dass die Wassertemperatur nicht nur die Beziehung zwischen Lichtintensität und Schlüpfen steuert, sondern auch diejenige zwischen Helligkeit und Schwärmen. Es handelt sich ja in beiden Fällen um eine Aktivität der Imago. In Abb. 4 *b* ist nun die Helligkeit zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von der Wassertemperatur dargestellt.

Es handelt sich hier um die mittlere Wassertemperatur der 200 Grad-Tage vor dem Schlüpfen. Wenn die Wassertemperatur berücksichtigt werden soll, stellt sich die Frage, wann im Larven- oder Puppenleben die Temperatur einen nachhaltigen Einfluss ausüben könnte. Ist eine kurze, sensible Phase wirksam oder der gesamte Temperaturverlauf in einem längeren Entwicklungsabschnitt? — Hierzu sind uns keine experimentellen Daten bekannt. Da bei wechselwarmen Tieren die Temperatursumme zum Durchlaufen eines bestimmten Entwicklungsabschnittes annähernd konstant ist (EIDMANN, 1970), haben wir die vor dem Schwärmen liegende Zeit in konstante Zahlen von Grad-Tagen unterteilt (Tab. 2). 200 Grad-Tage bedeuten bei 20° C 10 Tage, bei 8° C aber 25 Tage. Die Wassertemperatur kann für jedes Datum vor dem Schwärmtag aus dem Temperaturdiagramm des Wohlensees entnommen werden. Warum gerade die durchschnittliche Temperatur der 200 Grad-Tage vor dem Schlüpfen gewählt worden ist, geht aus dem nächsten Abschnitt hervor.

Die Entwicklungszeit ist vom Vortag des Schwärmens an zurückverfolgt orden; dies, weil nach Fischer (1969 *b*) und Römer (1970 *a*) angenommen werden ınn, dass die schwärmenden Mücken durchschnittlich schon etwa einen Tag t sind.

Die Helligkeit zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse in Abhängigkeit von eser mittleren Wassertemperatur ergibt ebenfalls eine sehr gut gesicherte orrelation ($P < 0.1\,\%$), doch ist das Bestimmtheitsmass mit $B = 0.51$ nur enig grösser als dasjenige für die Beziehung zwischen Helligkeit und Luftmperatur. Dies zeigt, dass mit dieser Wassertemperatur ebenfalls nur ein Teil er wirksamen Faktoren erfasst ist. Eine Kombination von Luft- und Wassermperatur führt aber zu einer wesentlich engeren Korrelation mit der Helligkeit, ei der die Mücken schwärmen.

IE HELLIGKEIT ZUR ZEIT DER MAXIMALEN SCHWARMGRÖSSE IN ABHÄNGIGKEIT VON EINER KOMBINATION VON LUFT- UND WASSERTEMPERATUR

Da einerseits sowohl im Frühjahr als auch im Herbst die Mücken bei hoher ichtintensität schwärmen, andererseits im Frühjahr relativ niedrige Wassermperaturen mit relativ hoher Lufttemperatur, im Herbst dagegen relativ hohe Vassertemperaturen mit relativ niedriger Lufttemperatur verbunden sind (Tab. 1), t zu erwarten, dass eine Kombination von Luft- und Wassertemperatur mit der ichtintensität, bei der die Mücken schwärmen, stärker korreliert ist, als die eiden Temperaturen einzeln genommen. In dem nachfolgend beschriebenen tatistischen Verfahren wird die Helligkeit in Beziehung gesetzt zu einer linearen Kombination von Luft- und Wassertemperatur. Die beiden Temperaturen werden o kombiniert, dass diese Kombinationstemperatur mit der Helligkeit, bei der ie Mücken schwärmen, möglichst eng korreliert ist.

Die Lufttemperatur sei mit x_1, die Wassertemperatur mit x_2 und die Lichtintensität, emessen in log Lux, mit y bezeichnet. x bedeute die kombinierte Temperatur und sei ie folgt zusammengesetzt: $x = x_1 + c \cdot x_2$. Der Faktor c ist nun so zu wählen, dass x ıöglichst eng mit y korreliert ist, d.h. dass das Bestimmtheitsmass B zwischen diesen rössen möglichst gross wird: $B = S^2{}_y / S_{xx} \cdot S_{yy}$ = Maximum. Anstelle von x ist $_1 + c \cdot x_2$ zu setzen. Schreiben wir statt x_1 und x_2 nur die Indices (wie bei Linder 1960, . 187), so wird

$S_{xx} = S_{11} + 2cS_{12} + c^2 S_{22}$ und $S_{xy} = S_{1y} + cS_{2y}$

lso $B = (S_{1y} + cS_{2y})^2 / (S_{11} + 2cS_{12} + c^2 S_{22}) \cdot S_{yy}$ = Maximum.

$dB/dc = O$ ergibt $c = (S_{12} \cdot S_{1y} - S_{11} \cdot S_{2y}) / (S_{12} \cdot S_{2y} - S_{22} \cdot S_{1y})$.

Für die 35 Schwärmtage der Jahre 1969 und 1970 (Tab. 1), bei denen die Helligkeit y) und die Lufttemperatur (x_1) zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse gemessen und

eine bestimmte Wassertemperatur (x_2) vor diesen Tagen ermittelt worden ist, kann nı mit obiger Formel die Grösse c berechnet werden. Die kombinierte Temperatur x $x_1 + c \cdot x_2$ ist jetzt mit der Lichtintensität möglichst eng korreliert. Die Stärke der Korrel tion hängt nun aber noch von der Wassertemperatur ab. Es gilt jetzt, diese zu variiere um zu prüfen, welche Werte zu dem grössten Bestimmtheitsmass führen. Hier gibt theoretisch viele Möglichkeiten. Die für die Temperatur sensible Phase kann kürzer od länger sein und mehr oder weniger weit zurückliegen. Wir haben hier die Annahn getroffen, die mittlere Temperatur der gesamten Entwicklungszeit von einem bestimmt Stadium an bis zur Imago sei massgebend. Daher ist die durchschnittliche Temperat von 20, 40 etc. bis 320 Grad-Tagen vor jedem Schwärmtag ermittelt und für jede Za von Grad-Tagen die Korrelation der besten Kombination von Luft- und Wassertemp ratur mit der Lichtintensität berechnet worden (Tab. 2).

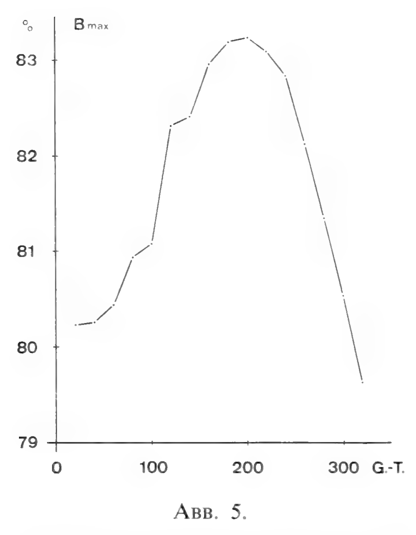


Abb. 5.

Bestimmtheitsmass der Korrelation zwischen Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und kombinierter Temperatur in Abhängigkeit von der durchschnittlichen Wassertemperatur einer wechselnden Zahl von Grad-Tagen (G. T.). Diese sind vom Vortag des Schwärmens an zurückgezählt worden (vergl. Tab. 2).

Abb. 5 zeigt, wie das Bestimmtheit mass zunächst zunimmt, wenn mehr Gra Tage für die Wassertemperatur einbez gen werden. Bei einer Wassertemperatu die den Durchschnitt über die letzten 2(Grad-Tage vor dem Schlüpfen darstel wird mit c = 0,8135 und B = 83,2% e Maximum erreicht; dann sinkt das B stimmtheitsmass wieder beträchtlich. D bei 200 Grad-Tagen erreichte hohe Korr lation zeigt, dass 83% der Streuung d Lichtintensität durch die unterschiedliche Luft- und Wassertemperaturen erklärb sind. Wir können uns nicht vorstellen, da die Helligkeitspräferenz für das Schwärme und die beiden Temperaturen gemeinsa von einem übergeordneten Faktor abhä gen. Deshalb sind wir der Ansicht, dass m der zur Schwärmzeit gemessenen Lufttem peratur und der während der letzte Entwicklungszeit herrschenden Wasse temperatur die Hauptfaktoren erfasst sin die das Helligkeitspräferendum bedinge

Ähnliche Kurven ergeben sich, wenn nicht die mittlere Temperatur der in Tab. links aufgeführten Zeitabschnitte vor dem Schwärmen der Imagines in die Rechnur eingesetzt werden, sondern das gleitende Mittel für 60 Grad-Tage und für 120 Gra Tage. Die beiden maximalen Bestimmtheitsmasse fallen dabei ganz ähnlich aus (B = 0,823 für die mittlere Wassertemperatur von 100—160 Grad-Tagen und B = 0,830 fü diejenige von 60—180 Grad-Tagen vor der Imago). Dies zeigt, dass nicht unbedingt d gesamten letzten 200 Grad-Tage von Bedeutung sind.

Die Summe aus Lufttemperatur und 0,8135 mal die mittlere Wassertemperatur ·r letzten 200 Grad-Tage ist also viel enger mit der Lichtintensität korreliert als e Lufttemperatur oder die Wassertemperatur allein (Abb. 4 c). Welchen Entwick-ngsabschnitt die letzten 200 Grad-Tage umfasst, muss noch untersucht werden. Es irfte sich um die Stadien der Vorpuppe und Puppe handeln. In diesen Stadien üssen offenbar Prozesse ablaufen, die sich bei der Imago auf die Helligkeit, bei ·r die Mücken schwärmen, auswirken. Daneben scheint die Temperatur zur

TAB. 2

Korrelation zwischen Lichtintensität und Temperatur

Grad — Tage	Bestimmtheitsmass B		c
	Wassertemperatur allein	Wasser- und Lufttemperatur kombiniert	
20	0.6013	0.8023	1.0829
40	0.5574	0.8025	0.9715
60	0.5353	0.8042	0.9172
80	0.5284	0.8092	0.9206
100	0.4948	0.8106	0.8722
120	0.5258	0.8228	0.8964
140	0.5332	0.8238	0.8795
160	0.5255	0.8294	0.8677
180	0.5180	0.8316	0.8391
200	0.5091	0.8320	0.8135
220	0.4951	0.8307	0.7899
240	0.4845	0.8281	0.7734
260	0.4731	0.8209	0.7553
280	0.4561	0.8134	0.7300
300	0.4435	0.8051	0.7152
320	0.4310	0.7959	0.6875
Lufttemperatur allein: B = 0.4227			

chwärmzeit ebenfalls eine Rolle zu spielen. In welcher Weise diese beiden 'emperaturen wirksam werden könnten, ist für *Ch. plumosus* noch nicht unter-ucht. Im folgenden Abschnitt sollen aber verschiedene Möglichkeiten disku-ert werden.

DISKUSSION

Nach den vorliegenden Befunden steht fest, dass die sehr unterschiedlichen Ielligkeitspräferenzen für das Schwärmen den Temperaturunterschieden zuge-chrieben werden müssen; sind doch mit der Wassertemperatur während der

letzten Entwicklungszeit und mit der Lufttemperatur sowie der Lichtintensitä während des Schwärmens die hauptsächlichsten Faktoren erfasst, welche d Schwärmzeit festlegen (Tab. 2). Wahrscheinlich wirken sich Wasser- und Luf temperatur je auf mehrfache Art und Weise aus; einige Möglichkeiten sollen nu aufgezeigt werden:

1. Die Lufttemperatur wirkt sich direkt auf die Aktivität de Imagines aus. Die untere Aktivitätsgrenze für das Schwärmen dürfte bei 8° liegen; es scheint aber, dass auch Lufttemperaturen von 9° C bis gegen 12° C da Schwärmen noch deutlich beeinträchtigen. Dies geht aus den nachfolgende Beobachtungen hervor:

An extrem kühlen Morgen bilden sich keine Schwärme (vergl. auch Römer ur Rosin, 1969, S. 737). Am 22.6.68 schwärmten etliche Mücken während der Aben dämmerung bei 10° C. Am folgenden Morgen betrug die Lufttemperatur bei Sonne aufgang 5,5° C. Es wurden keine fliegenden Mücken festgestellt. Von Baumästen wegg schüttelte Tiere landeten sofort wieder am Boden. Auch am 10.6.68 schwärmten währer der Abenddämmerung bei 10° C nur einige hundert Individuen. Während der Morge dämmerung des folgenden Tages (6,5° C) konnten wieder keine Schwärme festgeste werden, jedoch einzelne, vorüberfliegende Männchen. Am 13.6.68 schliesslich bilde sich auch am Morgen bei 7,7° C ein Schwärmchen von etwa 600 Mücken über der Ve suchsapparatur, doch konnte an diesem Morgen nur ein einziges Kopulationspa beobachtet werden. Bei 12° C am Abend vorher war aber ein relativ grosser Schwar zu sehen; Mücken waren also in grosser Zahl vorhanden.

Somit könnten sich stark abfallende Tagestemperaturen im Frühjahr auf da Flugvermögen auswirken und dem Schwärmen schon bei relativ grosser Helligke ein Ende setzen. Der plötzliche Abbruch des Schwärmens am 31.5.70 (Abb. 1 könnte so erklärt werden, nicht aber der frühere Beginn des Schwärmens i Frühjahr und Herbst. Die temperaturbedingte Aktivitätsbeschränkung ist als für die Schwärmzeit nur von untergeordneter Bedeutung.

2. Die Wassertemperatur könnte über temperaturabhängige Prozesse au die Entwicklung der Komplexaugen und damit auf das Sehvermöge wirken. Da beim Zustandekommen des Schwarmes bei *Ch. plumosus* die optisch Orientierung eine wichtige Rolle spielt, könnte auf diesem Wege die Helligkei bei der die Mücken schwärmen, von der Wassertemperatur abhängig sein. B *Ch. plumosus* haben wir übereinstimmend mit den Befunden von Möller (196 und 1964) an *Ch. halophilus* feststellen können, dass Frühjahrs- und Spätherbs mücken, welche sich bei tieferen Wassertemperaturen entwickelt haben müsse als Hochsommermücken, eine viel stärkere Körperpigmentierung zeigen a letztere. Findet auch in den Retina-, Iris- und Nebenpigmentzellen der Ommat dien eine stärkere Pigmenteinlagerung statt, so wird die Lichtempfindlichkeit de Komplexauges dadurch herabgesetzt. Im Frühjahr und Herbst würde demnac die das Schwärmen auslösende Helligkeitsempfindung schon bei objektiv vi

grösseren Lichtintensitäten erreicht, als im Sommer. Unsere Befunde deuten darauf hin, dass die Schwärmhelligkeit während der Vorpuppen- und Puppenzeit determiniert wird, also dann, wenn sich die Komplexaugen entwickeln. Über den genauen Zeitabschnitt der Pigmentierung der Augen und über deren Temperaturabhängigkeit ist aber unseres Wissens bei *Chironomus* noch wenig bekannt.

Bei *Ch. halophilus* (Möller, 1964) wird die temperaturabhängige Thoraxpigmentierung während des frühen Puppenstadiums determiniert und bei *Ch. strenzkei* Fittkau (Platzer, 1967) erfolgt die Pigmentierung der Imagoaugen kurz vor der Puppenhäutung.

Mit obiger Hypothese lassen sich entsprechend auch die Befunde von Fischer und Rosin (1968) an *Ch. nuditarsis* erklären. Bei dieser Art ist experimentell nachgewiesen, dass die temperaturabhängige Helligkeitspräferenz für das Schlüpfen der Imago während der Vorpuppenzeit determiniert wird.

Auch für *Culiciden* ist bekannt, dass die Pigmentierung hauptsächlich kurz vor- und während der Puppenzeit erfolgt. Während dieser Stadien entwickelt sich hier das imaginale Komplexauge besonders stark, möglicherweise schon bis zu seiner definitiven Grösse (Satô, 1953*a* und 1953*b*).

3. Die Tatsache, dass die Lufttemperatur am Schwärmtag mit der Helligkeit korreliert ist, könnte ihre Ursache ebenfalls im Sehvermögen haben. Bei *Anopheles sinensis* und *Aedes japonicus* (Satô, 1953 *a* und 1953 *b*) erreicht die Ommatidienlinse bei 20° C erst 2 Tage nach dem Schlüpfen, bei 25° C einen Tag nach dem Schlüpfen die maximale bikonvexe Krümmung und das Ommatidium als dioptrischer Apparat damit die maximale Lichtstärke. Falls die Augenentwicklung bei *Ch. plumosus* ähnlich verläuft, würde sich die Temperatur der ersten Imaginaltage auf das Helligkeitssehen so auswirken, dass bei tiefer Temperatur die Augen der Schwarmmücken noch nicht voll entwickelt sind und also weniger Licht sammeln als bei hoher Temperatur. Man kann sich also vorstellen, dass *Ch. plumosus* bei grösserer Helligkeit schwärmt, wenn kühle Wetterperioden die Linsenentwicklung stark verzögert haben und es ist zu erwarten, dass das Bestimmtheitsmass der Korrelation zwischen Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und der Lufttemperatur (Tab. 2) grösser ausfallen würde, wenn die Temperaturverhältnisse während der gesamten Imaginalzeit berücksichtigt worden wären und nicht nur die momentane Lufttemperatur zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse.

4. Dass das Sehvermögen für das Schwärmen wichtig ist, geht auch aus Abb. 1 *b* hervor. Die Morgendämmerungsschwärme erreichen bei geringerer Helligkeit ihre maximale Grösse als diejenigen zur Zeit der Abenddämmerung. Dieser Unterschied könnte auf eine Adaptationsfähigkeit des Komplexauges zurückzuführen sein.

Für Chironomiden und Culiciden ist sie in mehreren Arbeiten nachgewiesen (Tuurala, 1963; Satô, 1950, 1951 und 1957) [1]. Bei der Morgendämmerung sind die Augen dunkeladaptiert, sodass die Mücken (infolge grösserer Lichtempfindlichkeit ihrer Augen) schon bei niedrigerer Helligkeit genügend sehen können und schwärmen. Im weiteren hat die Untersuchung von Satô, Katô und Toriumi (1957) gezeigt, dass bei *Culex pipiens* (var. *pallens* Coquillet) offenbar ein Zusammenhang besteht zwischen der Aktivitätszeit der Mücken und der Adaptationszeit ihrer Komplexaugen. Bei gleichen Lichtverhältnissen unterscheiden sich die Aktivitätszeiten von Männchen und Weibchen, entsprechend aber auch die Adaptationszeiten der Komplexaugen beider Geschlechter. Vielleicht liessen sich auch die etwas differierenden Schwärmzeiten beider Geschlechter von *Chironomus plumosus* (Römer, 1970*a*: S. 613 und 1970*b*: S. 952) auf unterschiedliche Adaptationseigenschaften zurückführen.

Das unterschiedliche Sehvermögen könnte also der Hauptgrund dafür sein, dass *Ch. plumosus* im Jahresverlauf bei ganz verschiedenen Helligkeiten schwärmt. Das Helligkeitssehen würde einerseits durch die von der Wassertemperatur abhängige Pigmentierung der Imaginalaugen gesteuert, andererseits durch deren von der Lufttemperatur abhängige Spätentwicklung beeinflusst. Die beiden Temperaturen müssten somit gleichsinning auf das Helligkeitssehen und damit auf die Schwärmzeit wirken, was unseren Befunden entspricht. Dies kommt in der engen Korrelation zwischen der Helligkeit beim Schwärmen und einer linearen Kombination von Wasser- und Lufttemperatur zum Ausdruck.

Zusammenfassung

1. Am Wohlensee bei Bern (46° 58′ N; 7° 19′ E) sind die täglichen Schwärmzeiten von *Chironomus plumosus* unter besonderer Beachtung der Licht- und Temperaturverhältnisse ab anfangs Mai bis Mitte Oktober registriert worden.

2. *Ch. plumosus* schwärmt während der starken Lichtintensitätsänderung zur Zeit der Abend- und Morgendämmerung.

3. Im Frühjahr und Herbst liegen die Schwärmzeiten vor Sonnenuntergang, im Sommer jedoch nach Sonnenuntergang; dieser sukzessiven Verschiebung der Schwärmzeit im Verlaufe des Jahres entspricht eine Verschiebung des Lichtintensitätsbereiches, bei dem die Mücken schwärmen.

4. Es besteht eine lockere, negative Korrelation zwischen der Lufttemperatur und der Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse; eine etwas stärkere negative Korrelation besteht zwischen der Wassertemperatur des Wohlensees während der letzten Entwicklungszeit der Schwarmmücken und dieser

[1] Herrn P. L. Herrling, Zoologisches Institut der Universität Zürich, danken wir für die wertvollen Literaturhinweise.

ichtintensität; die beste Korrelation (r = — 0,91) ergibt sich bei einer linearen ombination der beiden Temperaturen.

5. Mit der Lichtintensität zur Zeit der maximalen Schwarmgrösse und den iden erwähnten Temperaturen sind die wichtigsten Faktoren erfasst, welche e Schwärmzeit festlegen.

6. Es wird diskutiert, auf welche Art und Weise Luft- und Wassertemperatur e Entwicklung sowie die Funktionsweise des Komplexauges modifizieren und so ber das Sehvermögen die Verschiebung der täglichen Schwärmzeiten hervorrufen önnten.

Résumé

1. Les périodes journalières de vol en essaim de *Chironomus plumosus* ont é enregistrées au bord du lac de Wohlen près de Berne (46° 58′ N; 7° 19′ E), u début de mai à mi-octobre et il a été tenu compte surtout des conditions de ımière et de température.

2. *Ch. plumosus* vole en essaim pendant le fort changement d'intensité lumiouse à l'aurore et au crépuscule.

3. Au printemps et en automne, les périodes de vol en essaim se situent vant, mais en été après le coucher du soleil; à ce déplacement alternatif de la ériode de vol en essaim au cours de l'année correspond un décalage de l'intensité ımineuse.

4. Il existe une corrélation négative assez lâche entre la température atmoshérique et l'intensité lumineuse au moment où l'essaim atteint son ampleur ıaximale; une corrélation négative un peu plus marquée existe entre la tempéıture de l'eau du lac de Wohlen pendant la dernière période de développement es moustiques et cette intensité lumineuse; la meilleure corrélation (r = — 0,91) onne une combinaison linéaire des deux températures.

5. L'intensité lumineuse et la température atmosphérique au moment où essaim atteint son ampleur maximale, ainsi que la température de l'eau, sont s facteurs les plus importants qui déterminent la période de vol en essaim.

6. Il est discuté de quelle manière la température de l'air et de l'eau peuvent ıodifier le développement et la fonction de l'œil complexe et par là provoquer n décalage des périodes journalières de vol.

Summary

1. The daily swarming periods of *Chironomus plumosus* were taped und special consideration of light intensity and temperature at the lake of Wohl (46° 58′ N; 7° 19′ E) from the beginning of May till the middle of October.

2. *Ch. plumosus* is swarming during the great change of light intensity disk and dawn.

3. In spring and autumn *Ch. plumosus* is swarming before sunset, in summ after sunset; this gradual shift of the swarming period in the course of a ye corresponds to a shift in the scope of the light intensity in which the midges a swarming.

4. There is a slack negative correlation between the temperature of the a and the light intensity at the peak stage of the swarm; and there is a somewh tenser negative correlation between the temperature of the water of the lake Wohlen during the last period of development of swarming midges and the ligl intensity. The best correlation (r = — 0,91) results from a linear combination the two temperatures.

5. The most important factors determining the swarming period are covere with the light intensity at the peak stage of the swarm and the two (above mer tioned) temperatures.

6. It is discussed how air- and watertemperature could modify developmer and function of the compound eye of *Chironomus* and in what way eye develo ment could cause the shift of the daily swarming period.

LITERATUR

EIDMANN, H. 1970. *Lehrbuch der Entomologie*. Hamburg und Berlin, P. Parey.

FISCHER, J. 1969*a*. *Das larvale Wachstum von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suiss Zool. 76: 727-734.

— 1969*b*. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis*. Str. Rev. suiss Zool. 76: 23-55.

— und S. ROSIN. 1968. *Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schlüpf-Aktivitä von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suisse Zool. 75: 538-549.

HILSENHOFF, W. L. 1966. *The Biology of Chironomus plumosus (Diptera: Chironomidae in Lake Winnebago, Wisconsin*. Ann. ent. Soc. Am. 59: 465-473.

KLÖTZLI, A. M., F. RÖMER und S. ROSIN. 1971. *Jahreszeitliche Grössenvariation be Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 78: 587-603.

KOSKINEN, R. 1969. *Observations on the swarming of Chironomus salinarius Kieff. (Diptera, Chironomidae).* Ann. zool. fenn. 6: 145-149.

LINDER, A. 1960. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* Basel, Birkhäuser.

MÖLLER, J. 1964. *Über die temperaturabhängige Variabilität der Pigmentierung von Chironomus halophilus Kieff.* Arch. Hydrobiol. 60: 358-365.

— 1966. *Die Färbung als diagnostisches Merkmal bei Chironomiden.* Gewäss. Abwäss. 41/42: 38-43.

PLATZER, I. 1967. *Untersuchungen zur Temperaturadaptation der tropischen Chironomidenart Chironomus Strenzkei Fittkau (Diptera).* Z. vergl. Physiol. 54: 58-74.

RÖMER, F. 1970*a*. *Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 77: 603-616.

— 1970*b*. *Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von Chironomus plumosus L. beim Schwärmen.* Rev. suisse Zool. 77: 942-959.

— und S. ROSIN. 1969. *Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 76: 734-740.

SATÔ, S. 1950. *Compound eyes of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. I.)* Sci. Rep. Tôhoku Univ., Biol. 18: 331-341.

— 1951. *Developement of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. II.) Ibid.* 19: 23-28.

— 1953*a*. *Structure and development of the compound eye of Aedes (Finlaya) japonicus Theobald. (Morphological studies on the compound eye in the mosquito, No. III.) Ibid.* 20: 33-44.

— 1953*b*. *Structure and development of the compound eye of Anopheles hyrcanus sinensis Wiedemann (Morphological studies on the compound eye in the Mosquito, No. IV.) Ibid.* 20: 45-53.

— 1957: *On the dimensional charakters of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillett. (Morphological studies of the compound eye in the mosquito, No. V.) Ibid.* 23: 83-90.

— , M. KATÔ and M. TORIUMI. 1957. *Structural changes of the compound eye of Culex pipiens var. pallens Coquillet in the process to dark adaptation. Ibid.* 23: 91-100.

SYRJÄMÄKI, J. 1966. *Dusk swarming of Chironomus pseudothummi Strenzke (Dipt., Chironomidae).* Ann. zool. fenn. 3: 20-28.

— 1967. *Laboratory studies on the swarming behaviour of Chironomus strenzkei Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae).* Ann. zool. fenn. 4: 19-28.

TUURALA, O. 1963. *Bau und photomechanische Erscheinungen im Auge einiger Chironomiden (Dipt.).* Ann. ent. fenn. 29: 209-217.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 51: 869-901 — Décembre 1971

Obesitas und Diabetes mellitus bei *Acomys cahirinus*

von

Fridolin HEFTI
aus Luchsingen

Mit 6 Abbildungen und 7 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG

1965 publizierte Gonet (Institut de Biochimie, Genève) Beobachtungen über Fettleibigkeit und Diabetes mellitus bei der Stachelmaus *(Acomys cahirinus dimidiatus)*. Die von diesem Genfer Institut gehaltene Kolonie ist ein Ableger einer seit 1959 in den pharmakologischen Laboratorien der Firma Sandoz AG gehaltenen Zucht. Die Stachelmäuse der Basler Mutterkolonie wurden 1959 als Wildfänge aus der Umgebung von Jerusalem (Israel) nach Basel gebracht, wo sie mit einem Mischfutter und Karotten ohne Trinkwasser gehalten wurden. Bei dieser Tierhaltung konnten keinerlei Anzeichen von Fettleibigkeit oder Diabetes mellitus festgestellt werden. Die bis 1968 andauernd gute Vermehrungsrate der Basler Kolonie spricht ebenfalls für einen guten Gesundheitszustand der Tiere.

Die von Gonet (1965) bei den Stachelmäusen beobachteten Veränderungen stellen eine beim Menschen und im Tierreich weit verbreitete Stoffwechselstörung dar. Bei dieser Stoffwechselkrankheit gibt es Beispiele mit eindeutig genetischer Basis, so z.B. bei Mäusen (Cuénot, 1905; Bielschowsky, 1953; Mayer, 1960; Hellerström, 1963; Sneyd, 1964; Christoph, 1965), oder bei Ratten (Zucker, 1962) und chinesischen Hamstern (Meier, 1959). Beispiele, bei denen bisher ein genetischer Hintergrund nicht belegt werden konnte, d.h. anscheinend äussere

aktoren ausschlaggebend sind, liegen bei Pferden, Kühen, Katzen, Hunden und nter den Nagern bei der Sandratte *(Psammomys obesus)* (SCHMIDT-NIELSEN, 964; HACKEL, 1965, 1966, 1967 und HAINES, 1965) vor.

Für die Stachelmäuse deuten die Umstände der Entdeckung ihrer Stoff-echselentgleisung darauf hin, dass äussere Faktoren für deren Auslösung usschlaggebend sind. Es schien uns deshalb eine dringliche Aufgabe, die Bedin-ungen zu suchen und zu bestimmen, die zu Fettleibigkeit und Diabetes mellitus ihren, sowie die Stoffwechselentgleisung zu charakterisieren.

Da im Gegensatz zur Genfer Tochterkolonie bei unseren ursprünglichen altungsbedingungen keine Anzeichen von Diabetes und/oder Fettleibigkeit eobachtet werden konnten, nahmen wir an, dass unsere Bedingungen für die esundheit der Stachelmäuse optimal sind. Um die Bedingungen zu bestimmen, ie zu Fettsucht und Diabetes mellitus führen, untersuchten wir mit variiertem utterangebot und zusätzlichem Trinkwasser die Gewichtsentwicklung adulter iere. Im weiteren prüften wir den Einfluss der Diät und die Bedeutung des rinkwassers bei wachsenden Stachelmäusen und zum Vergleich bei wachsenden eissen Laboratoriumsmäusen.

Erste Resultate wurden 1967 anlässlich der Basler Generalversammlung der chweiz. Zoologischen Gesellschaft vorgetragen (HEFTI und FLÜCKIGER, 1967). ur Charakterisierung der Stoffwechsellage wurden die Gewichtsentwicklung, der nergieumsatz, der Blutzuckerspiegel, sowie die Glucose-, Ketokörper und tickstoffausscheidung im Harn verwendet. Auch der Einfluss der Stoffwechsel-ige auf die spontane Futterwahl und den Wasserverbrauch wurde untersucht.

Recht herzlich danken möchte ich Herrn Prof. Dr. sc. nat. E. Flückiger für as Arbeitsthema und die grosszügige Förderung meiner Untersuchungen. Es ist iir eine angenehme Pflicht, ebenfalls Herrn Direktor Prof. Dr. med. A. Cerletti ür das Gastrecht, das mir und meinen Versuchstieren in den Laboratorien und n Tierbetrieb der Medizinisch-Biologischen Forschungsabteilung der Firma ANDOZ AG Basel gewährt wurde, herzlich zu danken.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. TIERE

Wir bezeichnen im Folgenden Stachelmäuse als fettleibig, wenn sich ihr Gewicht signifikant über das bei Standardfutter (siehe unten) ohne Trinkwasser eobachtete, stabilisierte Gewicht adulter Tiere erhebt. Bis zu einem Körperge-vicht von 60 g werden Stachelmäuse als normal, ab 63 g als fettleibig bezeichnet. Der Ausdruck „fettleibig“ ist also in relativem Sinne verwendet. Über die quan-

titativen Aspekte (Eiweiss-, Fett- und Wassergehalt) der Fettleibigkeit sind Unte suchungen von anderer Seite im Gange (U. MARTIN, Zool. Institut der Unive sität Basel).

Als „satt" werden Tiere bezeichnet, die bis zum Zeitpunkt der Beobachtun freien Zugang zum Futter hatten. Als „gehungert" werden Tiere bezeichnet, d während 36 h kein Futter erhielten. „Nüchternen" Stachelmäusen war währen 15 h das Futter entzogen worden. Satte, gehungerte und nüchterne Versuchstie erhielten Trinkwasser ad libitum.

Unter adulten Stachelmäusen werden Tiere verstanden, die ein Mindestalte von 8 Monaten aufweisen. In sämtlichen Versuchen wurden männliche un weibliche Tiere verwendet.

Tierhaltung :

Die Stachelmäuse der Zucht wurden in Gruppen von je 3 Tieren (2 Männche und 1 Weibchen, sogenannten Zuchttripletts) in mit Sägemehl beschickte Makrolonwannen (Masse: 42,5 cm Länge, 26,5 cm Breite und 14,5 cm Höh gehalten. Die Temperatur des Zuchtraumes betrung 24,5 ± 0,5° C. Die Jungtie wurden im Alter von 4 Wochen von den Eltern getrennt. Aus der Juvenilpopu lation wurden entweder neue Zuchttripletts zusammengestellt oder eingeschlech tige Gruppen von 2—4 Tieren gebildet. Mit Letzteren wurde experimentiert.

Weisse Mäuse (Stamm: Swiss mouse, Sandoz, Eigenzucht), die wir z Vergleichszwecken benötigten, wurden ebenfalls im Alter von 4 Wochen von de Eltern getrennt und bei gleichen Bedingungen wie die Stachelmäuse gehalte

Fütterung :

Als Standarddiät erhielten Stachelmäuse ein kohlehydratreiches [1] Mais Weizen-Haferflockengemisch, sowie fettreiche [2] Sonnenblumenkerne. Als weite Zusätze bekamen die Tiere Rattenwürfel [3] und 2 mal wöchentlich Karotten Trinkwasser wurde keines geboten. Weisse Mäuse erhielten als Standarddiät nu Rattenwürfel. Trinkwasser wurde ad libitum geboten. Das Futter wurde de Versuchstieren stets greifbar auf dem Käfigboden ausgestreut.

Tome 78, fasc. 4, n° 00: 000-000. — Décembre 1971

[1] Kohlehydratgehalt: Mais 78%, Weizen 71,8%, Haferflocken 67,8%. Documenta Geig (1960) Seite 477.

[2] Fettgehalt: Sonnenblumenkerne entschält 36-53%. NIETHAMMER (1961), S. 64.

[3] Zusammensetzung der Rattenwürfel (Nr. 194, NAFAG Gossau): Rohnährstoffe Rohfett 6,1%, Roheiweiss 23,3%, Rohfaser 4,8%, Rohasche 6,2%, Wasser 12,0%, N-frei Extraktstoffe 47,6%.

2.2. Analytische Methoden

2.2.1. *Glucosebestimmungen*

.2.1.1. *qualitativ*

Harnproben wurden mit Glucose-Oxydase Papierstreifen (Testape: Lilly) uf Glucose geprüft.

.2.1.2. *quantitativ, manuell*

Blutzuckeranalysen erfolgten zum Teil nach dem Prinzip der Oxydation von Glucose durch Glucose-Oxydase/Peroxydase. Reagentien und Vorschrift wurden von der Firma Boehringer, Mannheim, bezogen. (Testpackung: TC-M-II, Art. Nr. 15983).

.2.1.3. *quantitativ, automatisch*

Blutzuckeranalysen wurden zum Teil auf einem Technicon-Autoanalyzer automatisch durchgeführt unter Verwendung des Prinzips von Hoffmann (1947). Nach dieser Methode wird die Reduktion von alkalischem Ferricyanid (gelb) zu Ferrocyanid (farblos) durch Glucose bestimmt.

Das Blut wurde mit Hilfe lang ausgezogener Pipetten durch Punktion des Orbitalsinus entnommen und direkt auf Uhrgläser gebracht, welche zuvor mit Heparin befeuchtet waren, um ein Gerinnen des Blutes zu verhindern. 0,1 ml Blut wurden abpipettiert und der Blutzucker bei gesunden und nicht-ketotisch-diabetischen Tieren automatisch, bei ketotisch-diabetischen Stachelmäusen manuell bestimmt, da Ketokörper mit der automatischen Methode die Reduktion von Ferricyanid zu Ferrocyanid stören.

2.2.2. *Ketokörperbestimmung, qualitativ*

Harnproben wurden mit Acetest-Tabletten (Ames) auf Ketokörper geprüft.

2.2.3. *Rest-Stickstoffbestimmung*

In Harnproben wurde der Reststickstoff nach Kjeldahl bestimmt. Bei dieser Methode werden die stickstoffhaltigen Verbindungen in Ammoniumsulfat übergeführt, welches nach Berthelot (1895) zusammen mit Phenol und Hypochlorit einen blauen Indophenolfarbstoff ergibt. Die Intensität des Farbstoffes ist der Ammoniumsulfatkonzentration direkt proportional und wird photometrisch bestimmt. (Reagenzien und Vorschrift: Testpackung für Rest-N, Firma Schweizerhall). Berechnung des Eiweissumsatzes nach Leuthardt (1961):

$$\text{Rest-N} = \frac{\text{Eiweiss}}{6{,}25} \cdot \frac{60}{28}$$

2.2.4. *Ammoniak-Bestimmung*

In Harnproben wurde Ammoniak nach der Mikrodiffusionsmethode vo Seligson (1957) bestimmt. Durch Zugabe von Kaliumkarbonat zum Analyser material wird aus der im Harn enthaltenen Ammoniumverbindung Ammonia freigesetzt, welches an einen mit Schwefelsäure befeuchteten, aufgerauhten Glas stab diffundiert (Vorschrift: Richterich 1965). Das dort gebildete Ammonium sulfat wird photometrisch bestimmt. (Reagenzien und Vorschrift: Testpackun für Ammoniak, Firma Schweizerhall). Zur Mikrodiffusion wurde das Gerät de Firma Haska (Bern) verwendet.

Harnsammlung: Am Morgen des Versuchstages wurden die Stachelmäus mit körperwarmem Leitungswasser belastet. Die Flüssigkeitsmenge entsprach 4% des Körpergewichtes. Die Verabreichung des Wassers erfolgte mit Hilfe eine starren Magensonde. Nach der Belastung wurde die Harnblase entleert. Die Tier wurden einzeln in Plastiktrichter gebracht und 4 h darin belassen. Der Har konnte in geeichten Messzylindern aufgefangen werden. Am Ende des Versuch wurde die Harnblase wiederum entleert.

2.3. Energieumsatz

Die Berechnung des Energieumsatzes erfolgte durch indirekte Kalorimetri aufgrund der Messung des Sauerstoffverbrauches, der Kohlendioxydabgabe un des Brennwertes des Sauerstoffs, berechnet an Hand des respiratorischen Quo tienten (RQ). Der Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydabgabe wurden mi einem Beckmann O_2-Analysator (Modell F 3) bezw. einem Beckmann Infraro CO_2-Analysator (Modell IR 215) gemessen. Die Apparatur besteht in der vo uns benützten Form aus einem offenen System; Zimmerluft wird mit einer Pump angesogen.

Die Umsatzraten wurden auf die metabolische Körpergrösse $kg^{3/4}$ bezoge (Kleiber, 1967). Pro Tier wurden 4—5 Messungen von 10 Min. Dauer durchge führt.

2.4. Statistik

Die Streuung der Einzelwerte einer Gruppe von Messwerten wurde berechne nach der Formel

$$s = \sqrt{\frac{\sum (\overline{X} - X)^2}{N-1}}$$

wobei s Streuung, $\overline{X}$ Mittelwert, X Einzelwert, N Anzahl Werte bedeuten.

Student's Test wurde benutzt, um die Signifikanz (P) des Unterschiedes zweier littelwerte zu bestimmen. Die Mittelwerte zweier Messwertreihen wurden dann s signifikant verschieden erachtet, wenn $P < 0{,}05$.

3. EXPERIMENTELLER TEIL

3.1. Einfluss verschiedener Diäten auf die Entwicklung von Körpergewicht und Stoffwechsel adulter Stachelmäuse (Vorversuch)

Eine Gruppe adulter Stachelmäuse wurde mit der bisher verfütterten Standarddiät ohne Trinkwasser gehalten, die übrigen Tiere erhielten die Komponenten inzeln oder in verschiedenen Zusammensetzungen und Trinkwasser; diesen ieren wurden keine Karotten angeboten. Die Stachelmäuse wurden wöchentlich ewogen und der Harn qualitativ auf Glucose und Ketokörper geprüft.

TABELLE 1

Gewichtsentwicklung adulter Stachelmäuse :

a. Ernährung ohne Trinkwasser;
b. Ernährung mit Trinkwasser.
Mittelwerte ± s; * $P > 0{,}25$; ** $P < 0{,}05$.

		Futter	Anfangsgewicht in g	Gewichtsveränderung in g	Anzahl Tiere	Versuchsdauer in Wochen
a. Ernährung ohne Trinkwasser		Sonnenblumenkerne, Mais, Weizen, Haferflocken, Rattenwürfel u. Karotten	58,5 ± 2,8	+ 1,5 ± 1,3*	10	7
b. Ernährung mit Trinkwasser	Diät 1	Sonnenblumenkerne, Mais, Weizen, Haferflocken u. Rattenwürfel	58,0 ± 5,3	+ 5,5 ± 2,5	8	
	Diät 2	Sonnenblumenkerne, Mais, Weizen u. Haferflocken	55,0 ± 2,6	+ 5,0 ± 2,4**	6	
	Diät 3	Sonnenblumenkerne	57,1 ± 3,8	− 1,0 ± 0,6	8	
	Diät 4	Mais	57,5 ± 2,3	− 5,5 ± 2,4	8	
	Diät 5	Weizen	58,0 ± 3,6	− 7,0 ± 1,0	8	
	Diät 6	Mais, Weizen, Haferflocken	56,8 ± 1,5	− 5,4 ± 2,0	6	

Die Ergebnisse nach 7-wöchiger Versuchsdauer sind in Tab. 1 zusammeng fasst, wo auch die pro Versuch eingesetzte Tierzahl verzeichnet ist. Abb. 1 zei die zeitlichen Aenderungen der Mittelwerte der Körpergewichte.

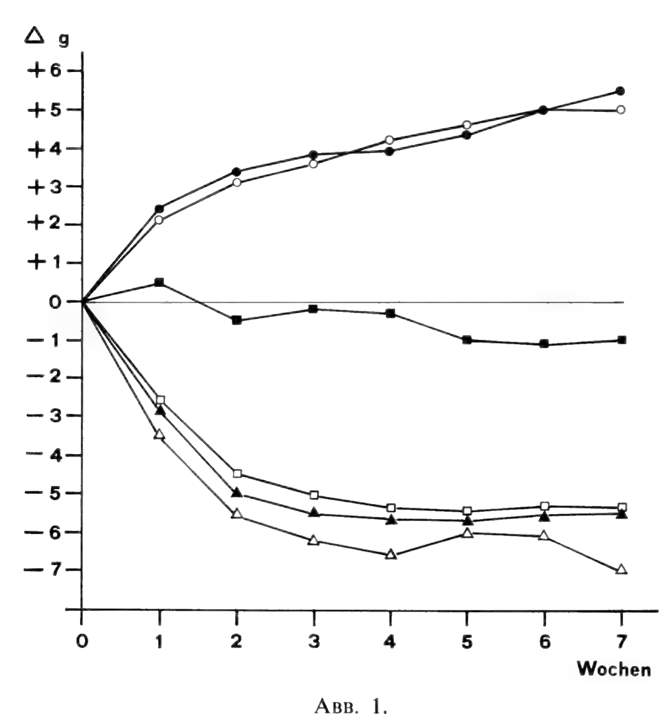


Abb. 1.

Äenderung des Körpergewichtes adulter Stachelmäuse, gehalten mit Trinkwasser und variierte Futter.

- ● Vollständiges Mischfutter und Rattenwürfel
- ○ Vollständiges Mischfutter ohne Rattenwürfel
- ■ Sonnenblumenkerne allein
- □ Mais, Weizen, Haferflocken
- ▲ Mais allein
- △ Weizen allein

3.1.1. *Ernährung mit Standardfutter ohne Trinkwasser*

Nach 7-wöchiger Versuchsdauer zeigten die Tiere keine signifikante Gewichtsveränderungen. Während dieser Zeit wurden weder Glucose noc Ketokörper im Harn gefunden, d.h. die Stachelmäuse wiesen offenbar bezüglic des Kohlehydrat- und Fettstoffwechsels keine Veränderungen auf (Tab. 1).

3.1.2. *Ernährung mit verschiedenen Diäten und Trinkwasser*

Adulte Stachelmäuse zeigten mit dem gleichen Futter wie in Kap. 3.1. aber ohne Karotten, bei Trinkwasserverabreichung eine signifikante Gewicht

ınahme (Diät 1). Diese Gewichtszunahme wurde auch nach Weglassen der attenwürfel (Diät 2) beobachtet. Die Einzelkomponenten des Mischfutters, ɔhlehydratreicher Mais (Diät 4) oder Weizen (Diät 5), bewirkten jedoch allein ɛrfüttert keine Gewichtszunahme, sondern die Tiere verloren an Gewicht. Die ıit fettreichen Sonnenblumenkernen (Diät 3) gefütterten Stachelmäuse wiesen ɛine statistisch signifikanten Gewichtsveränderungen auf. Mit Diät 6 (= Diät 2 hne Sonnenblumenkerne) verloren die Tiere ebenfalls deutlich an Gewicht. Bei iesen Untersuchungen stellten wir fest, dass bei den Stachelmäusen die mit)iät 2 gefüttert wurden, nach 7 Wochen 1 Tier Glucosurie zeigte, während diese ei keinem der anderen Versuchsgruppen auftrat (Tab. 1 u. Abb. 1).

.2. Einfluss der Diät auf die Entwicklung von Körpergewicht und Stoffwechsel wachsender Tiere

3.2.1. *Untersuchungen an Stachelmäusen*

Es wurden 1 Monat alte Stachelmäuse verwendet, die von normalen und esunden Eltern stammten und bis zum Versuchsbeginn die Standarddiät erhielten, /obei im Versuch kohlehydrat- und fetthaltiges Mischfutter (= Diät 2, Tab. 1) nd Trinkwasser geboten wurde. Zur Kontrolle erhielt eine andere Gruppe weiterhin ie Standarddiät. Die Tiere wurden wöchentlich gewogen und der Harn auf ɜlucose und Ketokörper geprüft.

Die Gewichtsveränderungen sind in Abb. 2 dargestellt und in Abb. 3 die ·requenzen der Zuckerausscheider in Abhängigkeit des Gewichtes und des Alters.)a bei unseren Stachelmäusen zwischen männlichen und weiblichen Tieren ɔezüglich Gewicht und Häufigkeit von Zuckerausscheidern kein Unterschied estzustellen war, wurde in beiden Abbildungen auf eine nach Geschlechtern ʒetrennte Darstellung verzichtet.

Nach 7-monatiger Versuchsdauer, im Alter von 8 Monaten, erreichten die nit vollständigem Mischfutter und Trinkwasser gehaltenen Stachelmäuse ein lurchschnittliches Körpergewicht von 67,5 ± 6,0 g, während die Kontrollen ɔ2,5 ± 5,5 g schwer wurden (Abb. 2). Bereits im Alter von 3 Monaten zeigten ɛrstere ein im Vergleich zu den Kontrollen signifikant höheres Gewicht.

Nach 1-monatiger Versuchsdauer, im Alter von 8 Wochen, traten in der mit Trinkwasser versehenen Population zunehmend Zuckerausscheider auf. Diese Diabetiker befanden sich zwar von Anfang an unter den schweren Tieren der Population (Abb. 3), aber auch noch im 4. Monat war die Verteilung der Diabetiker nnerhalb der mit Trinkwasser versehenen Gruppe nicht auffällig asymmetrisch. Im Alter von 6 Monaten konnte eine Dissoziation der Gewichtsverteilung der stoffwechselgesunden und der diabetischen Tiere innerhalb der Trinkwassergruppe

festgestellt werden. Das durchschnittliche Körpergewicht der diabetische Stachelmäuse war im Vergleich zu demjenigen nicht diabetischer Tiere signifikan erhöht.

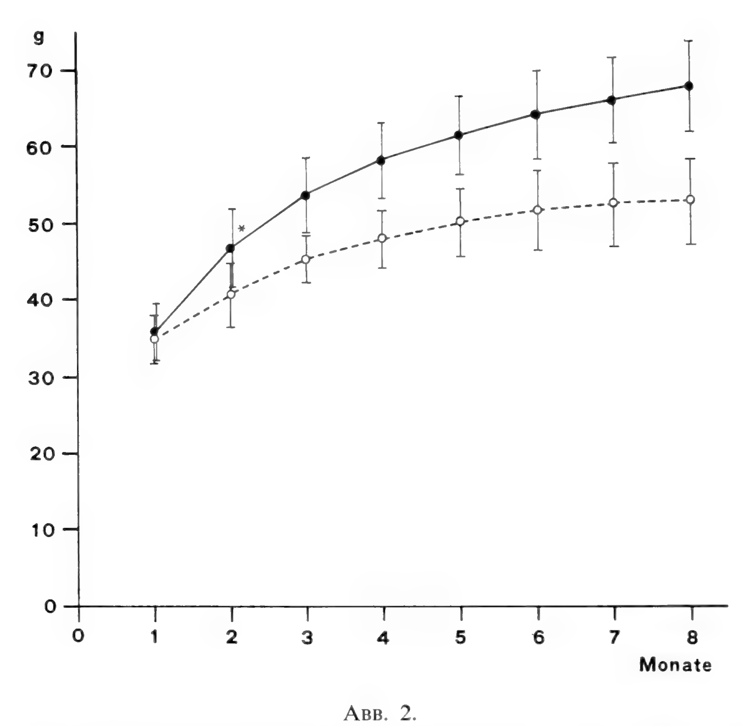


ABB. 2.

Gewichtsentwicklung wachsender Stachelmäuse mit und ohne Trinkwasser.
Mittelwerte und Streuung von 59 männlichen und weiblichen Stachelmäusen, gehalte mit Trinkwasser.
Mittelwerte und Streung von 20 männlichen und weiblichen Stachelmäusen, gehalte ohne Trinkwasser (Kontrollen).
*Erste Beobachtung von Glucosurie.

Im 8. Monat zeigten in der Trinkwassergruppe sowohl nicht-diabetische a auch diabetische Tiere einen weiteren Anstieg ihres Körpergewichtes, wob jetzt zwischen den gemessenen Werten der beiden Gruppen wiederum kei signifikanter Unterschied mehr beobachtet werden konnte. Gesunde Tiere woge durchschnittlich 66,5 ± 3,5 g, Zuckerausscheider 68,5 ± 4,0 g. In diesem Alt wurden zwei diabetische Tiere entdeckt, die nebst Glucosurie auch Ketonur zeigten (schraffierte Säulen). Hierbei handelt es sich um Stachelmäuse, die beid im 6. Monat zu den schweren Tieren (71,0 und 70,5 g) gehört hatten. Die beide Stachelmäuse wogen aber jetzt nur noch 46,0 und 51,0 g. Das Leichtere d beiden Tiere verlor nach der erstmaligen Beobachtung der Ketonurie inne

4 Tagen weitere 15% seines Körpergewichtes und starb. Im 10. Monat wogen esunde Tiere 67,0 ± 4,5 g, Zuckerausscheider 71,0 ± 5,0 g. Auch jetzt konnte wischen den gemessenen Werten der beiden Gruppen kein signifikanter Unterchied festgestellt werden.

Der relative Anteil von diabetischen Tieren betrug nach 2 Monaten 9%, ach 4 Monaten 20%, nach 6 Monaten 42%, nach 8 Monaten 54% und nach 0 Monaten 53%.

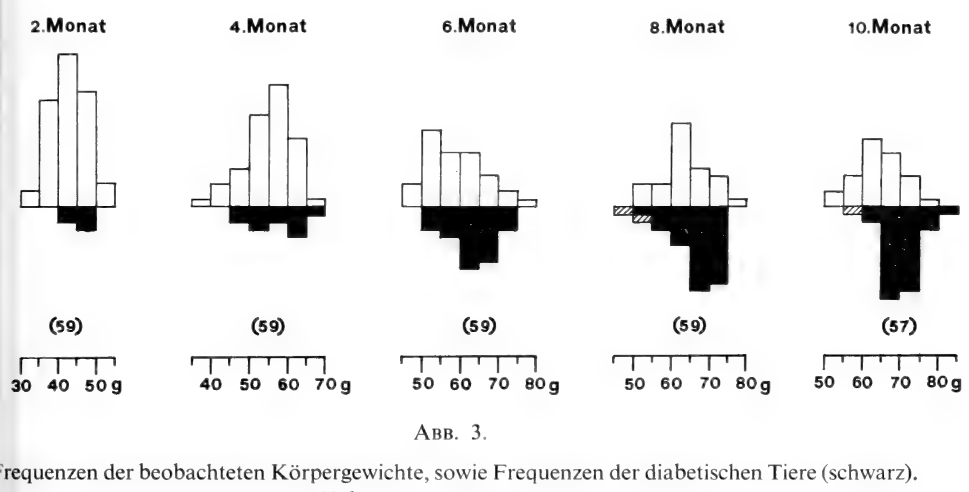


ABB. 3.

requenzen der beobachteten Körpergewichte, sowie Frequenzen der diabetischen Tiere (schwarz).

Nicht-diabetisch
Nicht-ketotisch-diabetisch
Ketotisch-diabetisch
Anzahl Tiere ( ), n

3.2.2. *Untersuchungen an weissen Laboratoriumsmäusen*

Es wurde mit 1 Monat alten weissen Mäusen (Stamm Swiss mouse, Sandoz, Eigenzucht) ein analoger Versuch durchgeführt. Bis zum Versuchsbeginn erhielten sie die übliche Diät, d.h. Rattenwürfel, frei greifbar, und Trinkwasser. Neben der Versuchsgruppe, die das vollständige Mischfutter und Trinkwasser analog Kap. 3.2.1 erhielt, wurde eine Kontrollgruppe mit Rattenwürfeln und Trinkwasser geführt. Wöchentlich wurde das Gewicht bestimmt und der Harn auf Glucose und Ketokörper geprüft.

Die Ergebnisse sind in Abb. 4 verzeichnet. Im Gegensatz zu Stachelmäusen konnten bei den weissen Labormäusen auf Mischfutterdiät deutliche Unterschiede der Gewichtsentwicklung zwischen männlichen und weiblichen Tieren festgestellt werden.

Nach 5 Monaten Versuchsdauer zeigten die Männchen ein durchschnit liches Körpergewicht von 50,5 ± 3,5 g, während die Weibchen nur 42,0 ± 2,5 wogen. Nur die Männchen zeigten im Vergleich zu den Kontrollen eine signifika grössere Gewichtszunahme. In der Versuchspopulation wiesen im Alter vo 10 Wochen 2 der 10 Männchen Glucosurie auf, die bis zum Versuchsende anhie

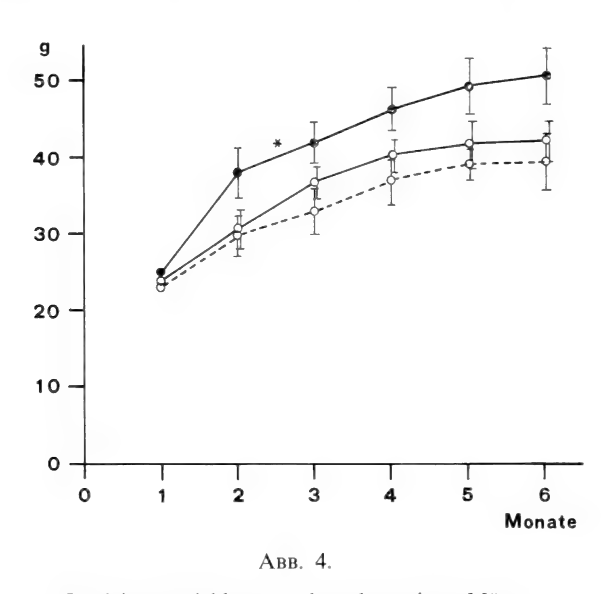


Abb. 4.

Gewichtsentwicklung wachsender weisser Mäuse.

Mittelwerte und Streuung von 10 männlichen weissen Mäusen, gehalten mit Mischfutt und Trinkwasser.

Mittelwerte und Streuung von 10 weiblichen weissen Mäusen, gehalten mit Mischfutt und Trinkwasser.

Mittelwerte und Streuung von 10 männlichen und weiblichen weissen Mäusen, gehalt mit Rattenwürfeln und Trinkwasser (Kontrollen).

*Erste Beobachtung von Glucosurie.

3.3. Einfluss von Sonnenblumenöl auf Körpergewicht und Stoffwechse bei adulten Stachelmäusen

Da festgestellt werden konnte, dass unsere wachsenden Stachelmäuse b der Fütterung von Kohlehydrat- und fetthaltigem Mischfutter (= Diät 2, Tab. und Trinkwasser Fettsucht und Diabetes mellitus entwickeln und die adulte Tiere, welche ohne Sonnenblumenkerne (= Diät 4-6, Tab. 1) gefüttert wurde diese Tendenzen nicht aufwiesen, wurde versucht, den Einfluss der Sonnenblume kerne näher zu präzisieren.

Es wurden zu diesem Versuch Tiere verwendet, die im vorangehende Versuch (Kap. 3.2) keine Anzeichen von Fettsucht und diabetischer Stoffwechse

örungen gezeigt hatten, die sich also bei spontaner Futteraufnahme als widerandsfähig gegenüber Stoffwechselentgleisungen erwiesen hatten.

Die Versuchsgruppe erhielt zusätzlich zum Mischfutter morgens und abends eroral 0,50 ml körperwarmes Sonnenblumenöl (Oleum helianthi). Einer Kontrollruppe wurde lediglich Mischfutter und Trinkwasser geboten. Die Tiere wurden öchentlich gewogen und ihr Harn auf Glucose und Ketokörper geprüft.

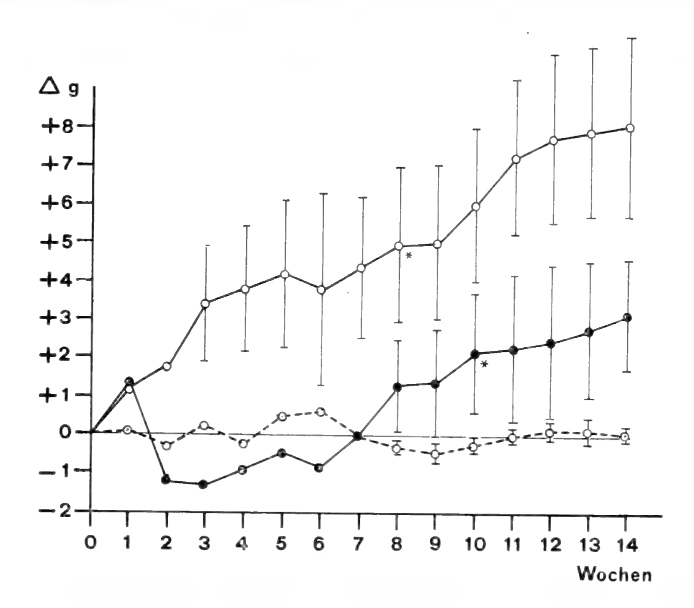


ABB. 5.

Aenderung des Körpergewichtes adulter Stachelmäuse mit und ohne Verabreichung von Sonnenblumenöl.

—○ Mittelwerte und Streuung von 5 weiblichen Stachelmäusen, gehalten mit Sonnenblumenöl.

—● Mittelwerte und Streuung von 5 männlichen Stachelmäusen, gehalten mit Sonnenblumenöl.

--○ Mittelwerte und Streuung von 10 männlichen und weiblichen Stachelmäusen, gehalten ohne Sonnenblumenöl.

*Erste Beobachtung von Glucosurie

Die Gewichtsveränderungen der Versuchs- und Kontrollgruppe sind in Abb. 5 dargestellt. Es zeigte sich, dass diese, bei spontaner Futteraufnahme gegenüber Stoffwechselstörungen widerstandsfähigen Tiere durch Sondenfütterung auch zu Fettleibigkeit und Diabetesentwicklung gebracht werden können (Masteffekt). Interessant ist, dass sich hierbei ein Geschlechtsunterschied bemerkbar macht: Nach 14 Wochen konnte bei Weibchen im Vergleich zu ihrem Ausgangsgewicht (59,5 ± 3,5 g) eine signifikante Gewichtszunahme von 8,1 ± 2,5 g bei Männchen (Ausgangsgewicht 60,5 ± 2,5 g) eine solche von nur 3,2 ± 1,5 g beobachtet werden. Von 5 Weibchen zeigten 3 Tiere nach 8 Wochen,

bei den 5 Männchen 1 Tier nach 10 Wochen Glucosurie. Diese Glucosurie hielten bis zum Versuchsende an. Bei den Kontrollen waren wie erwartet keine signifikanten Gewichtsveränderungen zu verzeichnen, und es traten auch keine Zuckerausscheider auf.

3.4. Diskussion

Aus den im Kap. 3.1 dargelegten Resultaten geht hervor, dass, ausgehend von der in unserer Zucht üblichen Standarddiät, nur dann bei adulten Stachelmäusen eine zusätzliche Gewichtszunahme erfolgt, wenn ihnen Trinkwasser geboten und ein mit fetthaltigen Sonnenblumenkernen angereichertes Mischfutter verfüttert wird.

Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass sowohl dem Wasser als auch dem Fettanteil des Futters eine wesentliche Bedeutung für die Entwicklung von Übergewicht bei unseren Stachelmäusen beizumessen ist.

Auf die unerwartete Bedeutung des Wassers für die Gewichtsentwicklung von Jungtieren (Ratten) ist bereits von Keane (1963), Rogers (1965) sowie Ranhotra (1965) und Adkins (1967) hingewiesen worden. Diese Autoren konnten zeigen, dass die Wachstumsrate bei jungen Ratten, deren Futter mit Wasser angefeuchtet wurde, grösser war als bei solchen die eine trockene Diät und Trinkwasser erhielten. Eine Deutung dieses Einflusses des Wassers auf die Gewichtsentwicklung wurde indessen bisher nicht gegeben. Cisek (1959) und Harper (1958) glauben allerdings, dass der osmotische Druck des Futters im Gastro-Intestinaltrakt einen Einfluss auf das Gewichtswachstum haben kann. Eine Analyse der Bedeutung des Wassers für die Gewichtsentwicklung der Stachelmäuse müsste die Möglichkeit einer veränderten Futterwahl, eines veränderten Fressverhaltens, wie die Möglichkeit einer veränderten Verdauung berücksichtigen. Ob bei diesen Tieren eine Koppelung zwischen osmoregulatorischen Mechanismen und Fressmechanismen besteht, konnte nicht untersucht werden.

Über den Einfluss des Fettanteils des Futters auf den Körperfettgehalt geben neuere Arbeiten von Larsson (1967) Auskunft. Aus seinen Experimenten an adulten CBA- und Swiss-Mäusen geht hervor, dass mit der Verabreichung einer fetthaltigen Diät (Margarine, Butter und pflanzliche Oele) der Körperfettgehalt, im Vergleich zu solchen Tieren, die ein fettarmes Futter erhielten, erhöht wurde. Fenton (1953, 1956) gelangte bei anderen Mäusestämmen (C_3H/Fn und A/Fn) zu ähnlichen Ergebnissen, wenn diesen Tieren eine fettreiche Diät verfüttert wurde. Die Beobachtungen, wonach wachsende Stachelmäuse und weisse Mäuse unter dem Einfluss von fetthaltigem Futter und Trinkwasser gegenüber Kontrolltieren ein deutlich verstärktes Gewichtswachstum aufwiesen, sind auch an juvenilen Ratten gemacht worden. So stellten Mickelsen (1955) an jungen Sprague-Dawley und Osborne-Mendel Ratten, sowie Barboriak (1957), Thomasson (1955) und

DRYDEN (1956) bei jungen, genetisch nicht häher definierten Albinoratten eine verstärkte Gewichtszunahme und Anzeichen von Fettsucht fest, wenn den Versuchstieren eine frei greifbare, fettreiche Diät und zusätzliches Trinkwasser zur Verfügung gestellt wurde. Für Stachelmäuse sowie für mehrere Rassen von Mäusen und Ratten gilt demnach, dass die Futteraufnahme nicht durch den kalorischen Gehalt des Futters und auch nicht durch den kalorischen Bedarf des Tieres begrenzt wird. Die überschüssig aufgenommenen Kalorien werden in Form von Fett gespeichert.

Die an unseren wachsenden Versuchstieren durchgeführten qualitativen Harnuntersuchungen haben gezeigt, dass unter dem Einfluss von Trinkwasser und fetthaltigem Mischfutter, sowohl bei Stachelmäusen als auch bei weissen Mäusen mit zunehmendem Alter und Gewicht die Entwicklung der diabetischen Stoffwechsellage begünstigt wurde. Bei den weissen Mäusen trat diese Stoffwechselstörung allerdings weniger häufig und nur bei Männchen auf; auch wurde keine Ketonurie beobachtet. Ebenfalls GLEASON (1967) konnte bei wachsenden Mäusen (Swiss-Hauschka-Stamm) zeigen, dass die Verfütterung einer fetthaltigen Nahrung Wachstum und Neigung zu diabetischen Stoffwechselstörungen zugleich erhöhen. Wir können daraus folgern, dass die Stachelmäuse sich qualitativ ähnlich wie Labormäuse verhalten, dass jedoch bei ersteren die Neigung zur Stoffwechselentgleisung stärker ausgeprägt ist und zur terminalen Ketonurie führen kann.

Die Feststellung, wonach das Körpergewicht zuckerausscheidender Stachelmäuse im Alter von 8 und 10 Monaten, also im Adultstadium, im Vergleich zu demjenigen „gesunder" Tiere nicht signifikant erhöht ist, bedeutet, dass sich der Diabetes nicht erst nach Erreichen eines bestimmten Übergewichtes entwickeln kann, sondern dass beide Phaenomene auf ein und denselben Mechanismus zurückzuführen sind, wenn auch das Auftreten von Diabetes bei den schweren Tieren häufiger war.

Die in Kap. 3.3. dargestellten Untersuchungen mit zusätzlichen peroralen Gaben von Sonnenblumenöl zum übrigen Futter konnten bei adulten Stachelmäusen die Bedeutung des Fettanteiles am Futter für eine signifikante Gewichtszunahme bestätigen. Die Versuche ergaben aber gleichzeitig, dass zwischen den Reagenten und Nicht-Reagenten des Versuchs aus Kap. 3.2. nur ein quantitativer Unterschied besteht: Durch zusätzliche Belastung der Nicht-Reagenten aus Kap. 3.2. reagierte die Mehrzahl der Tiere mit Fettleibigkeit und ein Teil mit Glucosurie. Daneben fiel eine Geschlechtsdifferenz auf: Die weiblichen Stachelmäuse zeigten eine stärkere Gewichtszunahme und häufiger Diabetes als Männchen. Während bei weiblichen Tieren ein Gewichtsanstieg bereits in den ersten Versuchswochen eintrat, konnte ein solcher bei männlichen Stachelmäusen erst von der 8. Versuchswoche an beobachtet werden. Es kann aufgrund dieser Versuche nicht beurteilt werden, ob eine geschlechtsspezifische Bereitschaft zur Stoffwechselentgleisung aufgedeckt wurde, die in den anderen Versuchsanordnungen

nicht zum Ausdruck kommen konnte, oder ob sich nur Unterschiede in der Kapazität der Fettresorption bemerkbar gemacht haben.

Aus der Literatur sind Beispiele bekannt, wonach bei normaler Fütterung deutliche Unterschiede bezüglich der Entstehung von Diabetes bei männlichen und weiblichen Versuchstieren gemacht werden konnten. So beobachtete HACKEL (1966) bei Sandratten (*Psammomys obesus*), dass vorwiegend männliche Tiere Diabetes entwickelten, während KROOK (1960) bei Hunden feststellte, dass weibliche Tiere stärker zu Diabetes neigten. Die Gründe für solche geschlechtsgebundene Unterschiede sind allerdings nicht bekannt.

3.5. EINFLUSS DER STOFFWECHSELLAGE AUF DEN BLUTZUCKERGEHALT ADULTER STACHELMÄUSE

Der Blutzuckerspiegel wurde sowohl bei satten als auch bei nüchternen, normalen und fetten, sowie bei nicht-ketotisch und ketotisch-diabetischen Stachelmäusen untersucht. Die gefundenen Werte sind in Tab. 2 zusammengefasst.

TABELLE 2

Blutzuckerwerte bei satten und nüchternen, adulten Stachelmäusen.
Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

		Normal	fettleibig nicht diabetisch	nicht ketotisch diabetisch	ketotisch diabetisch
satt	Körpergewicht in g	55,5 ± 4,5 (7)	76,0 ± 5,6 (7)	73,5 ± 4,5 (7)	44,0 ± 5,5 (4)
	Blutzucker in mg%	98,0 ± 12,6	101,5 ± 14,0	211,6 ± 29,3	305,0 ± 17,3
nüchtern	Körpergewicht in g	53,0 ± 2,0	73,0 ± 5,5	70,0 ± 4,0	41,0 ± 4,5
	Blutzucker in mg%	79,4 ± 9,6	83,1 ± 12,3	89,8 ± 16,8	278,5 ± 10,0

Satte Tiere:

Fettleibige Stachelmäuse zeigten im Vergleich zu normalen Tieren keine signifikant verschiedenen Blutzuckerwerte. Dagegen waren die Ergebnisse bei allen diabetischen Stachelmäusen, wie zu erwarten, erhöht: Die nicht-ketotischen

iere wiesen um 115% erhöhte Werte auf, die ketotisch-diabetischen Versuchstiere m 201% erhöhte Werte.

lüchterne Tiere :

Die Resultate lagen erwartungsgemäss bei sämtlichen Stachelmäusen niedriger ls bei gefütterten Tieren. Im Vergleich zu den normalen Versuchstieren zeigten owohl die fettleibigen als auch die nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäuse icht signifikant verschiedene Beträge. Bei den ketotisch-diabetischen Stachelnäusen wurden Blutzuckerwerte festgestellt, die im Vergleich zu den normalen /ersuchstieren um 240% erhöht waren. Die absoluten Blutzuckerwerte dieser etotischen Tiere waren im nüchterenen Zustand nicht signifikant niedriger als m gefütterten Zustand.

.6. Einfluss der Stoffwechsellage auf die Stickstoffausscheidung im Harn adulter Stachelmäuse

Diese Untersuchungen wurden sowohl bei satten als auch bei gehungerten, ormalen und fetten, sowie an nicht-ketotisch- und ketotisch-diabetischen Stachelnäusen durchgeführt. In Tab. 3 sind die auf 50 g Körpergewicht und 4 h bezogenen Durchschnittswerte der im Harn ausgeschiedenen Mengen Rest-Stickstoff und Amoniak, sowie die errechneten, umgesetzten Mengen Eiweiss verzeichnet.

Satte Tiere :

Im Vergleich zu normalen Stachelmäusen zeigten die fettleibigen und nicht-ketotisch-diabetischen Versuchstiere für ausgeschiedenen Rest-Stickstoff, Ammoniak und umgesetztes Eiweiss keine signifikant verschiedenen Werte. Bei ketotisch-diabetischen Tieren waren im Gegensatz zu normalen Stachelmäusen die abgegebenen Mengen Rest-Stickstoff und Ammoniak um 32% bezw. 112% erhöht, was einer errechneten Zunahme von umgesetztem Eiweiss von 32% entspricht.

Gehungerte Tiere :

Die Werte für ausgeschiedenen Rest-Stickstoff lagen bei sämtlichen Tieren deutlich niedriger als bei satten Stachelmäusen, während für ausgeschiedenen Ammoniak keine wesentlichen Veränderungen festgestellt werden konnte. Für die errechneten, umgesetzten Eiweissmengen ergaben sich demnach für alle Gruppen ebenfalls erniedrigte Beträge. Fettleibige Stachelmäuse, sowie nicht-ketotisch diabetische Versuchstiere zeigten gegenüber normalen Tieren keine unterschiedliche Exkretrion von Rest-Stickstoff, Ammoniak und damit gleiche Mengen errechneten Eiweissumsatz. Dagegen waren bei ketotisch-diabetischen

Versuchstieren die Werte für ausgeschiedenen Rest-Stickstoff und Ammoniak im Vergleich zu normalen Stachelmäusen um 136% bezw. 62%, die für umgesetzte Eiweiss ermittelten Beträge um 154% höher. Das Hungern reduzierte die Rest-Stickstoffausscheidung um weniger als ein Drittel und die Ammoniakausscheidung nur insignifikant um 10%.

TABELLE 3

Stickstoffausscheidung im Harn während 4 h bei satten und gehungerten, adulten Stachelmäusen.

Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

		Normal	fettleibig nicht diabetisch	nicht ketotisch diabetisch	ketotisch diabetisch
satt	Körpergewicht in g	53,5 ± 7,5 (16)	77,1 ± 4,8 (13)	78,8 ± 7,3 (13)	44,5 ± 2,5 (6)
	Rest-Stickstoff in mg/50 g KG	9,1 ± 2,0	8,9 ± 1,4	8,7 ± 2,4	12,0 ± 1,5
	Ammoniak in mg/50 g KG	0,490 ± 0,130	0,466 ± 0,104	0,527 ± 0,103	0,880 ± 0,240
	Umgesetzte Menge Eiweiss in mg/50 g KG	26,6 ± 5,9	26,2 ± 4,1	25,4 ± 6,9	35,3 ± 2,7
gehungert	Körpergewicht in g	47,5 ± 5,9	70,5 ± 4,6	68,7 ± 4,8	39,1 ± 3,3
	Rest-Stickstoff in mg/50 g KG	3,6 ± 1,1	3,7 ± 0,7	4,0 ± 1,0	8,5 ± 1,6
	Ammoniak in mg/50 g KG	0,490 ± 0,104	0,532 ± 0,050	0,566 ± 0,080	0,794 ± 0,138
	Umgesetzte Menge Eiweiss in mg/50 g KG	10,6 ± 3,2	10,5 ± 1,9	11,5 ± 3,0	26,9 ± 4,1

3.7. DISKUSSION

Aufgrund der in Tab. 2 eingetragenen Blutzuckerwerte lassen sich unsere satten Stachelmäuse in 3, die nüchternen Tiere in 2 Gruppen einteilen.

Satte Tiere :

1. Normale und fettleibig-nicht-diabetische Stachelmäuse
2. Nicht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse
3. Ketotisch-diabetische Stachelmäuse

Vüchterne Tiere :

. Normale, fettleibig-nicht-diabetische und nicht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse
:. Ketotisch-diabetische Stachelmäuse

Die Feststellung, dass der über die Norm erhöhte Blutzuckerspiegel satter ıicht-ketotisch-diabetischer Stachelmäuse im Nüchternzustand Werte nicht-liabetischer Tiere erreicht, bedeutet, dass es sich hier um einen reversiblen)iabetes-Typus handelt. Reversible Diabetes-Formen wurden bereits an den chon erwähnten Swiss-Hauschka-Mäusen (Gleason, 1967) und an fettsüchtig-ıyperglykämischen Bar-Harbour-Mäusen (Christoph, 1959) beobachtet. Satte liabetische Swiss-Hauschka-Mäuse zeigten Blutzuckerwerte von 215 mg%, die m nüchternen Zustand auf 100 mg% sanken. Diese Ergebnisse stehen somit in ;uter Übereinstimmung mit unseren Beobachtungen.

Im Gegensatz zu dieser reversiblen Diabetes-Form konnten bei ketotisch-liabetischen Stachelmäusen, sowohl im satten als auch im nüchternen Zustand ›rhöhte Blutzuckerwerte gemessen werden, d.h. es muss bei ihnen eine irreversible Stoffwechselstörung vorliegen. In diesem Zusammenhang sind Resultate von Messungen des Seruminsulinspiegels bei Stachelmäusen von Renold (1968) und Junod (1968) aufschlussreich: Diese Autoren konnten für satte ketotisch-diabetische Stachelmäuse unter der Norm (158 μ U/ml) liegende Werte von 57 μ U/ml beobachten. Anhand dieser Daten darf angenommen werden, dass die von uns beobachtete irreveısible Stoffwechselentgleisung ketotisch-diabetischer Stachelmäuse auf eine Insulininsuffizienz zurückzuführen ist.

Die in Tab. 3 eingetragenen Werte des im Harn ausgeschiedenen Rest-Stickstoffs und Ammoniak, sowie der daraus errechneten umgesetzten Eiweissmengen zeigen, dass sowohl für satte als auch gehungerte Stachelmäuse zwei Gruppen beobachtet werden konnten.

1. Normale und fettleibig-nicht-diabetische, sowie nicht-ketotisch-diabetische Tiere zeigten für ausgeschiedenen Rest-Stickstoff, Ammoniak und den daraus errechneten Eiweissmengen Werte, die sich nicht signifikant voneinander unterschieden.
2. Ketotisch-diabetische Stachelmäuse gaben gegenüber normalen Tieren signifikant mehr Rest-Stickstoff und Ammoniak im Harn ab, welche Ausdruck eines erhöhten Eiweissabbaus sind.

Die Feststellung, dass ein starker Eiweissabbau bei ketotischen Stachelmäusen mit einem über die Norm erhöhten Blutzuckerspiegel parallel geht, beweist, dass bei diesen Tieren in grösserem Umfange Glucose aus Eiweiss gebildet wird, wie dies beim schweren menschlichen Diabetes der Fall ist (Leuthardt, 1961). Beobachtungen von Krahl (1957) und Ingle (1967), wonach

depankreatisierte Sprague-Dawley-Ratten im Vergleich zu gesunden Tieren ei erhöhte Stickstoffausscheidung im Harn aufwiesen, erhärtet obige Aussage, da bei unseren ketotisch-diabetischen Stachelmäusen eine Insulininsuffizienz vorlieg

3.8. Einfluss der Stoffwechsellage auf Gesamtenergieaufnahme, Futte wahl und Wasserverbrauch adulter Stachelmäuse

Zur Untersuchung gelangten satte, normale und fettleibige, sowie nich ketotisch- und ketotisch-diabetische Stachelmäuse. Zu Versuchsbeginn wurden d Tiere einzeln in kleine Makrolonwannen gebracht, und das gewogene Futter a dem Käfigboden ausgestreut. Die Temperatur wurde konstant auf 30,5 ± 0,5° gehalten (Bereich der Neutraltemperatur). Nach 24 h wurden die nicht verzehrte Sonnenblumenkerne inklusive Schalen aus den Futterresten herausgelesen un gewogen. Gesamthaft gewogen wurden die übrig gebliebenen Weizen- und Mai körner, sowie die Haferflocken. Die Differenz aus eingewogenem und zurück gebliebenem Futter ergab die verbrauchte Futtermenge; diese wurde i Cal/kg$^{3/4}$. 24 h umgerechnet (Documenta Geigy 1960, Niethammer, 1961 Auch die getrunkene Wassermenge wurde orientierend bestimmt.

In Tab. 4 ist der gesamte Futterverbrauch, sowie die aus den einzelne Komponenten aufgenommenen Futtermengen, umgerechnet in Cal/kg$^{3/4}$. 24 h eingetragen. In dieser Tabelle ist ebenfalls der Wasserverbrauch verzeichnet.

Tabelle 4

Futter- und Wasserverbrauch adulter Stachelmäuse bei Neutraltemperatur.
Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

		Normal	fettleibig nicht diabetisch	nicht ketotisch diabetisch	ketotisch diabetisch
	Körpergewicht in g	56,3 ± 3,5 (5)	78,0 ± 2,0 (5)	75,2 ± 3,4 (5)	41,5 ± 2,0 (3)
Futterverbrauch Cal/kg$^{3/4}$. 24h	Sonnenblumenkerne	44,6 ± 3,0	55,5 ± 4,4	70,0 ± 4,1	98,4 ± 4,9
	Mais, Weizen Haferflocken	53,0 ± 4,6	51,0 ± 4,0	53,7 ± 3,0	55,0 ± 6,0
	Total	97,6 ± 7,6	106,5 ± 8,4	123,7 ± 7,1	153,4 ± 10,0
Wasserverbrauch in ml/50 g KG . 24 h		3,9 ± 0,7	4,3 ± 1,0	9,9 ± 2,2	18,0 ± 3,5

3.8.1. *Gesamtenergieaufnahme*

Im Vergleich zu normalen Stachelmäusen zeigten fette Versuchstiere keine ignifikanten Veränderungen der Gesamtenergieaufnahme. Dagegen nahmen icht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse 27% mehr, ketotisch-diabetische Stachelnäuse 57% mehr Kalorien auf.

3.8.2. *Futterwahl*

Aus dem Futtergemisch frassen alle 4 Gruppen gleichviel kohlehydrathaltiges 'utter (Mais, Weizen und Haferflocken). Hingegen bezogen gegenüber normalen tachelmäusen fettleibige Tiere 24%, nicht ketotisch-diabetische 57% und etotisch-diabetische Versuchstiere 121% mehr Energie aus den fetthaltigen onnenblumenkernen.

3.8.3. *Wasserverbrauch*

In Tab. 4 sind ebenfalls die auf 50 g Körpergewicht und 24 h bezogenen 'rinkmengen eingetragen. Fettleibige Stachelmäuse zeigten im Vergleich zu ormalen Tieren keinen signifikant verschiedenen Wasserverbrauch. Nichtetotisch-diabetische Versuchstiere verbrauchten hingegen 154%, ketotischiabetische Stachelmäuse sogar 361% mehr Wasser als die normalen Tiere.

.9. Einfluss der Stoffwechsellage auf den Energieverbrauch adulter Stachelmäuse

3.9.1. *Bestimmung der Neutraltemperatur*

Zu diesem Versuch wurden normale, nüchterne, männliche Stachelmäuse erwendet. Die Stoffwechselmessungen wurden bei 5 verschiedenen Temperaturtufen durchgeführt. Zur Angewöhnung an die jeweilige Messtemperatur wurden lie Versuchstiere über Nacht in Einzelkäfigen im Thermostaten gehalten.

Die Stoffwechselintensität (Wärmebildung in Cal/kg $^{3/4}$. 24 h) ist als Funktion ler Umgebungstemperatur in Abb. 6 dargestellt. In Tab. 5 sind die Werte des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlendioxydbildung eingetragen.

Wie aus Abb. 6 und Tab. 5 hervorgeht, kann als Neutraltemperatur (= Minimum der Stoffwechselintensität) der normalen, nüchternen, männlichen Stachelmaus 30,8 ± 0,2°C angenommen werden.

3.9.2. *Ruheumsatz bei satten Stachelmäusen*

Die Messungen zur Bestimmung des Ruheumsatzes wurden an normalen und fettleibigen, sowie an nicht ketotisch- und ketotisch-diabetischen Stachel-

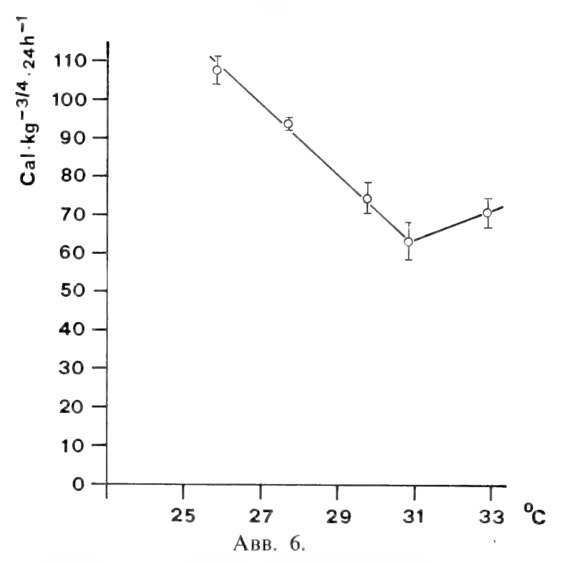


ABB. 6.

Äenderung der Stoffwechselintensität, nüchterner, männlicher, stoffwechselgesunder Stach[e]mäuse bei variierter Umgebungstemperatur.

TABELLE 5

Bestimmung der Neutraltemperatur bei nüchternen, männlichen, stoffwechselgesunden Stachelmäusen.

QO_2 und QCO_2 in cm^3 (NTP)/10 min. kg $^{3/4}$.
Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

Umgebungs-temperatur in °C	25,8 ± 0,2	27,7 ± 0,3	29,8 ± 0,2	30,8 ± 0,2	32,9 ± 0,2
Körpergewicht in g	54,4 ± 1,3 (4)	56,2 ± 0,6 (6)	55,0 ± 3,5 (6)	54,5 ± 1,2 (5)	55,4 ± 3,0 (5)
Q O_2	161,2 ± 6,0	140,3 ± 2,3	110,4 ± 5,9	93,6 ± 7,2	104,5 ± 9,1
Q CO_2	107,1 ± 1,2	96,7 ± 1,1	76,3 ± 5,3	65,5 ± 3,5	68,1 ± 7,5
RQ	0,665 ± 0,031	0,685 ± 0,013	0,692 ± 0,042	0,720 ± 0,016	0,654 ± 0,041
Cal/kg $^{3/4}$. 24h	107,5 ± 3,8	93,8 ± 1,6	74,3 ± 4,0	63,2 ± 4,7	70,5 ± 4,1

mäusen bei Neutraltemperatur vorgenommen. Die Versuchstiere wurden analo[g] der in Kap. 3.9.1. angegebenen Weise an die Umgebungstemperatur gewöhnt. D[ie] Messergebnisse für den Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydbildun[g] (cm^3/kg $^{3/4}$. 10 min.) sind in Tab. 6 eingetragen. Aus der Tabelle ist ebenfalls d[ie] daraus errechnete Wärmebildung (Cal/kg $^{3/4}$. 24 h) abzulesen.

TABELLE 6

Ruheumsatz satter, adulter Stachelmäuse, bei Neutraltemperatur.
QO_2 und QCO_2 in cm^3 (NTP)/10 min. $kg^{3/4}$.
Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

	Normal	fettleibig nicht diabetisch	nicht ketotisch diabetisch	ketotisch diabetisch
Körpergewicht in g	59,9 ± 0,4 (10)	83,0 ± 9,7 (8)	73,0 ± 5,6 (6)	43,0 ± 2,7 (4)
QO_2	117,7 ± 5,0	119,9 ± 8,8	131,7 ± 6,3	171,3 ± 1,7
QCO_2	84,9 ± 3,4	85,3 ± 6,0	85,5 ± 3,3	106,9 ± 2,3
RQ	0,722 ± 0,028	0,708 ± 0,018	0,653 ± 0,014	0,637 ± 0,017
Cal/$kg^{3/4}$. 24h	79,6 ± 3,2	80,7 ± 3,9	87,5 ± 4,0	114,0 ± 1,5

Im Vergleich zu normalen Stachelmäusen zeigten fette-nicht-diabetische Versuchstiere keine signifikant verschiedenen Werte des Sauerstoffverbrauchs, des abgegebenen Kohlendioxyds und damit der Wärmebildung. Bei nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäusen war der Sauerstoffverbrauch signifikant um 12% erhöht, bei gleichzeitig vermindertem respiratorischen Quotienten (RQ). Die errechnete Wärmebildung lag ebenfalls signifikant um 11% höher als bei den Kontrollen. Bei ketotisch-diabetischen Versuchstieren waren im Vergleich zu normalen Stachelmäusen der Sauerstoffverbrauch um 46%, die Kohlendioxydbildung um 25% und die Wärmebildung um 43% erhöht. Der RQ war gegenüber den nicht-ketotisch-diabetischen Tieren noch stärker, auf 0,637 vermindert.

3.9.3. *Ruheumsatz bei nüchternen Stachelmäusen*

Die Untersuchungen wurden wie in Kap. 3.9.2. aber an nüchternen Tieren durchgeführt. Die Ergebnisse der Stoffwechselmessungen sind in Tab. 7 eingetragen.

Die Werte des Sauerstoffverbrauchs, des abgeatmeten Kohlendioxyds und der Wärmebildung lagen bei den nüchternen Versuchstieren allgemein signifikant niedriger als bei den satten Tieren.

Gegenüber normalen Stachelmäusen wiesen sowohl fettleibige als auch nicht-ketotisch-diabetische Versuchstiere keine wesentlich verschiedenen Werte auf. Einzig bei ketotisch-diabetischen Stachelmäusen waren im Vergleich zu normalen Tieren der Sauerstoffverbrauch signifikant um 15%, die Kohlendioxydbildung

TABELLE 7

Ruheumsatz nüchterner, adulter Stachelmäuse bei Neutraltemperatur.
QO_2 und QCO_2 in cm^3 (NTP)/10 min. $kg^{3/4}$.
Anzahl Tiere (); Mittelwerte ± s.

	Normal	fettleibig nicht diabetisch	nicht ketotisch diabetisch	ketotisch diabetisch
Körpergewicht in g	58,4 ± 3,9	75,7 ± 8,9	72,4 ± 3,5	40,0 ± 1,0
QO_2	99,8 ± 3,0	104,2 ± 4,3	101,6 ± 7,7	115,3 ± 11,6
QCO_2	69,7 ± 3,3	69,8 ± 3,2	69,1 ± 5,5	77,1 ± 8,7
RQ	0,702 ± 0,041	0,688 ± 0,011	0,677 ± 0,034	0,669 ± 0,135
Cal/kg $^{3/4}$. 24h	66,5 ± 1,7	69,4 ± 2,7	67,6 ± 5,1	76,7 ± 7,7

um 11% und die Wärmebildung signifikant um 15% erhöht. Der respiratorisch Quotient (RQ) erwies sich als nicht signifikant verschieden von dem der normale Stachelmäuse, doch war die Bestimmung bei den ketotischen Tieren mit eine grossen Streuung behaftet.

3.10. DISKUSSION

Die in den Kapiteln 3.8 und 3.9 dargestellten Beobachtungen betreffen di Energieaufnahme und den Energieverbrauch, also die Energiebilanz, sowie di Futterwahl und den Wasserbedarf.

Unsere Versuche zur Bestimmung der Energieaufnahme haben ergeber dass die fetten, nicht-diabetischen Stachelmäuse gleich viel Futterenergie aufneh men wie die normalgewichtigen Kontrollen. Hingegen haben die fetten, nicht ketotisch-diabetischen Stachelmäuse, und noch stärker die ketotisch-diabetische Tiere eine erhöhte Energieaufnahme gezeigt. Diese vermehrte Nahrungsaufnahm ist teilweise aus den durch die Stoffwechselstörung bedingten, vermehrten Ener gieverlusten (Harnzucker und Ketokörperausscheidung) zu erklären. Zucker- un Ketokörperausscheidung wurden bei unseren Untersuchungen jedoch nur qualita tiv erfasst, so dass diese Verluste nicht für Bilanzstudien verwendet werden könner Vergleichsdaten über die Futteraufnahme bei Diabetes mellitus, sowie über di Grösse der Energieverluste im Harn von anderen Tierarten, sind uns nicht bekann Es kann jedoch festgestellt werden, dass auch beim diabetischen Menschen ir Vergleich zum gesunden, häufig eine erhöhte, spontane Nahrungsaufnahm beobachtet wird (MAYER, 1955).

Der Energieverbrauch wurde zwar wie die Energieaufnahme bei Neutral-mperatur gemessen, doch mussten aus technischen Gründen die Messungen des auerstoffverbrauchs und der Kohlendioxydbildung auf Ruhephasen beschränkt leiben. Die auf 24 h berechnete Energiefreisetzung ergibt somit Werte, die sicher iedriger sind, als die für durchschnittlich aktive Tiere. Für die stoffwechsel-esunden, nüchternen Stachelmäuse wurde ein Ruhewert von 66,5 $\pm$,7 Cal/kg$^{3/4}$. 24 h erhalten, der gut mit dem idealen Warmblüter-Wert 70 Cal/kg$^{3/4}$. 24 h) übereinstimmt: Dies bedeutet, dass sich die Stachelmäuse ie Standard-Warmblüter (KLEIBER, 1967) verhalten, und damit die an ihnen rhobenen Stoffwechselbefunde vergleichbar sind mit Befunden an anderen ierarten. Der Stoffwechsel fettleibig-nicht-diabetischer und nicht-ketotisch-iabetischer Tiere unterschied sich im nüchternen Zustand nicht wesentlich von en Kontrollen. Der respiratorische Quotient (RQ) dieser Tiere betrug wie bei en Kontrollen ca. 0,7, ein Wert, der für Fettverbrennung charakteristisch ist LEUTHARDT, 1961; KLEIBER, 1967). Die nüchternen, ketotisch-diabetischen tachelmäuse zeigten einen im Mittel um ca. 15% erhöhten Ruheumsatz, begleitet on einem mit grosser Streuung behafteten, relativ niedrigen RQ (0,669 $\pm$ 0,135). RQ-Werte unter 0,7 sind charakteristisch für die Bildung von Kohlehydrat aus 'ett (KLEIBER, 1967), doch ist eine solche RQ-Interpretation bei ketotischer toffwechsellage sicher zu einfach: Es kann angenommen werden, dass unsere bmagernden ketotisch-diabetischen Tiere einerseits Azeton oxydieren (RQ = 0,6), nderseits Azeton aus Körpereiweiss (RQ = 0,8) und aus Fett (RQ = 0,71) roduzieren. Berücksichtigt man noch, dass sich die Alkalireserve dieser Versuchs-iere während der Messungen wegen der instabilen Stoffwechsellage verändern onnte (LEUTHARDT, 1961; OLDERSHAUSEN, 1966), dann ist zu folgern, dass für liese Tiergruppe eher die festgestellte Streuung der RQ-Werte charakteristisch ist ls der erhobene Mittelwert.

Bei den satten Tieren wurden, wie erwartet, höhere Ruheumsätze gemessen ls bei den nüchternen Stachelmäusen. Dieser Futtereffekt war bei den nicht-etotisch-diabetischen, sowie bei den ketotisch-diabetischen Tieren deutlich rösser als bei den normalen und bei den fettleibig-nicht-diabetischen Gruppen. Ein gleicher Effekt ist auch für fettleibig-diabetische NZO-Mäuse (SUBRAHMANYAM, 1960) beschrieben worden. Bemerkenswert ist, dass der für diese NZO-Mäuse bei 24°C gemessene Energieumsatz gleich gross ist, wie der für fettleibig-liabetische Stachelmäuse bei dieser Temperatur errechenbare Energieumsatz. Eine Interpretation des unterschiedlichen, wärmesteigernden Effektes der Nahrung, ler sogenannten spezifisch-dynamischen Wirkung Rubner's, kann nicht durch-geführt werden, da die Experimente nicht auf dieses Ziel ausgerichtet waren (zur llgemeinen Diskussion dieses Effektes, vergl. KLEIBER (1967)); die Ruheumsätze atter Stachelmäuse wurden gemessen, um einen Vergleich zwischen Energieauf-nahme und Energieverbrauch machen zu können: Die Werte für die Energieauf-

nahme liegen erwartungsgemäss bei allen 4 Tiergruppen höher als der Ruheumsatz dieser Tiere. Ein Teil dieser Differenz ist darauf zurückzuführen, dass der Ruheumsatz für die Beurteilung des Energieverbrauchs durchschnittlich aktiver Tiere zwangsläufig zu niedrige Werte liefert; die Versuche lassen aber keine Schätzung der Fehlergrösse zu. Aufgrund von Verhaltensbeobachtungen kann angenommen werden, dass normale, fettleibige und nicht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse ähnliche zusätzliche Energiemengen für die körperlichen Aktivitäten benötigen. Von der aufgenommenen Energiemenge ausgehend, kann man feststellen, dass die fettleibigen Stachelmäuse nur geringfügig, die nicht-ketotisch-diabetischen und die ketotischen Tiere jedoch wesentlich mehr Futter aufnahmen, als vom Energieverbrauch her zu erwarten ist. Aus dem Vergleich dieser Daten zeigt sich, dass nur die beiden Tiergruppen, welche Zucker und Ketokörper im Harn verlieren, den zusätzlichen Energieverlust durch eine erhöhte Futteraufnahme ausgleichen.

Neben diesen rein quantitativen Unterschieden in der Futteraufnahme haben die Versuche auch Hinweise gegeben, dass die Futterwahl der 4 Gruppen nicht gleich ist: Die normalen Stachelmäuse deckten rund 46% ihres Energiebedarfs mit Sonnenblumenkernen, die fettleibigen Tiere jedoch 52% mit dieser fettreichen Nahrung. Bei den nicht ketotisch-diabetischen Versuchstieren lieferten die Sonnenblumenkerne 57% und bei den ketotisch-diabetischen Stachelmäusen 64% des Energiebedarfs. Der im Vergleich zu den Normaltieren um 24% erhöhte Fettanteil im selbstgewählten Futter der fettleibigen Stachelmäuse liegt in der ähnlichen Grössenordnung wie dies Larsson (1967) für fettleibige Swiss-CBA- und NMRI-Mäuse beschrieb; diese Tiere nahmen 16% mehr Energie in Form von Margarine auf als ihre normalgewichtigen Kontrollen. Experimente über die Futterwahl bei diabetischen Mäusen liegen an Tieren der „obob"-Rasse von Mayer (1951) vor. Der Autor konnte zeigen, dass fette, hyperglykämische Versuchstiere im Vergleich zu normalgewichtigen Kontrollen 23% mehr Energie aus fetthaltigem Futter (Margarine) aufnehmen. Dieses Resultat liegt allerdings wesentlich unter dem bei unseren diabetischen Stachelmäusen gefundenen Wert: Im Vergleich zu normalen Tieren zeigten die nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäuse eine um 57% erhöhte Energieaufnahme aus fetthaltigen Sonnenblumenkernen. Bei ketotischen Tieren betrug der im selbstgewählten Futter bezogene Fettanteil sogar 121% mehr als bei den normalen Kontrollen. Vergleichsdaten über die Futterwahl bei anderen Tierarten mit ketotischer Stoffwechsellage konnten jedoch nicht gefunden werden.

Bei der Trinkwasserversorgung der Stachelmauskolonie war frühzeitig aufgefallen, dass die diabetischen Tiere mehr Wasser tranken als die normalen Stachelmäuse. Die Resultate der in Kap. 3.8.3 dargestellten Versuche ergaben, dass die fettleibigen Tiere nur dann einen vermehrten Wasserverbrauch aufweisen, wenn sie gleichzeitig Zucker im Harn ausscheiden; es ist also anzunehmen, dass,

hnlich wie beim diabetischen Menschen, der vermehrte Wasserkonsum durch lie osmotische Zuckerdiurese ausgelöst ist. Für diese Interpretation spricht auch ler noch grössere Wasserverbrauch der ketotisch-diabetischen Stachelmäuse. In liesem Sinn sind auch die in der Literatur zu findenden Beobachtungen über höhten Wasserbedarf bei diabetischen Mäusen (BIELSCHOWSKY, 1956; LARSSON, 957) zu erklären.

4. ABSCHLIESSENDE DISKUSSION

Die vorliegenden Untersuchungen wurden, wie bereits in der Einleitung erwähnt, motiviert durch die Beobachtung von Fettleibigkeit und Diabetes mellitus bei einer Genfer Tochterkolonie (GONET, 1965) der Basler Stachelmauszucht. Als wohl wichtigster Befund ist die Tatsache anzusehen, dass allein durch die Zugabe von trinkbarem Wasser ein Teil der Versuchstiere mit der bisherigen Diät über das übliche Mass an Körpergewicht zunehmen und einzelne diabetische Stoffwechselstörungen aufweisen. Als ebenfalls an dieser Entwicklung beteiligter Diätanteil wurden die Sonnenblumenkerne erkannt.

Die Stoffwechseländerungen, die bei fettreicher Ernährung mit verfügbarem Trinkwasser auftreten, lassen sich in 4 Gruppen aufteilen. 1. normal, 2. fettleibig, 3. nicht-ketotisch-diabetisch, 4. ketotisch-diabetisch. Die Gruppen 2 — 4 stellen aber nicht voneinander isolierte Zustände dar, sondern sie sind eher als Phasen einer möglichen Stoffwechselentwicklung vom normalen Zustand zur terminalen Stoffwechselkrankheit zu verstehen. Diese Auffassung drängt sich aufgrund der mehrmonatigen Diätversuche und der Stoffwechseluntersuchungen auf. Sie wird unterstützt durch die Ergebnisse der Genfer Untersuchungen (RENOLD, 1968; JUNOD, 1968). Diese Autoren konnten zudem feststellen, dass bei nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäusen die Werte des Seruminsulinspiegels und des Pankreasinsulingehaltes in der gleichen Grössenordnung — in einigen Fällen sogar höher („Intermittierende Zuckerausscheider") — wie die der stoffwechselgesunden Tiere liegen. Aufgrund dieser Beobachtungen schlossen die Autoren, dass bei nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäusen eine Insulinresistenz vorliegen muss.

Die Stoffwechselstörung unserer Stachelmäuse dürfte am ehesten mit der Entwicklung des Diabetes mellitus beim adulten Menschen verglichen werden. Hier haben eingehende Untersuchungen gezeigt, dass diese Fälle eine Insulinresistenz aufweisen, wobei die Stoffwechselstörung zuerst noch reversibel ist (DAWEKE, 1964; OLDERSHAUSEN, 1966; GORDON, 1962; RANDLE, 1963), wie dies auch bei der Stachelmaus der Fall ist.

Für zukünftige Experimente an diesem Modell sind hauptsächlich zwei Fragen von grossem Interesse: „Durch welchen Mechanismus löst das Trinkwasser die Entwicklung der Stoffwechselstörung aus?" und „Ist die durch die Genfer Untersuchungen nachgewiesene Insulinresistenz sekundär oder primar?"

Zusammenfassung

1. Adulte Stachelmäuse zeigen mit frei greifbarem, kohlehydrat- und fettreichem Mischfutter sowie Karotten ohne Trinkwasserangebot keine Gewichtsveränderung, mit zusätzlichem Trinkwasser ohne Karotten jedoch eine deutliche Gewichtszunahme.

2. Fütterung mit kohlehydratreichen Komponenten (Mais, Weizen, Haferflocken) einzeln oder zusammen — bei gleichzeitigem Trinkwasserangebot — hat bei adulten Stachelmäusen eine Gewichtsabnahme zur Folge. Werden hingegen diese Futterkomponenten gesamthaft mit fetthaltigen Sonnenblumenkernen verfüttert, kann ein Gewichtsanstieg beobachtet werden.

3. Wachsende Stachelmäuse zeigen mit frei greifbarem, fettreichem Mischfutter und Trinkwasser eine durchschnittlich stärkere Gewichtszunahme als solche Tiere, denen die gleiche Diät ohne Trinkwasser zur Verfügung gestellt wird.
Erste diabetische Stoffwechselstörungen sind in der Trinkwassergruppe nach 1-monatiger Versuchsdauer im Alter von 8 Wochen nachweisbar.

4. Aufgrund unserer Stoffwechseluntersuchungen können bei fettreicher Ernährung und Trinkwasserverabreichung folgende Stachelmausgruppen beobachtet werden: 1. normal, 2. fettleibig, 3. nicht-ketotisch-diabetisch, 4. ketotisch-diabetisch.

5. Diabetes mellitus tritt bei schweren Stachelmäusen häufiger auf als bei leichteren Versuchstieren.

6. Blutzuckermessungen zeigen, dass nicht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse eine reversible, ketotisch-diabetische Versuchstiere hingegen eine irreversible Stoffwechselstörung aufweisen.

7. Messungen der Rest-Stickstoff- und Ammoniakausscheidung im Harn, sowie die daraus errechneten, umgesetzten Eiweissmengen, zeigen nur für ketotisch-diabetische Tiere erhöhte Werte.

8. Nicht-ketotisch-diabetische Stachelmäuse weisen im Vergleich zu Normaltieren einen höheren Futter- und Wasserverbrauch auf. Bei ketotischen Tieren liegen diese Werte noch höher als bei nicht-ketotisch-diabetischen Stachelmäusen. Bezüglich Futterwahl kann ein unterschiedliches Verhalten festgestellt werden.
Während aus kohlehydratreichem Mischfutter (Mais, Weizen, Haferflocken) sämtliche Tiere gleiche Mengen fressen, kann bei fettleibigen Stachelmäusen eine Bevorzugung der fetthaltigen Sonnenblumenkerne beobachtet werden, die bei Diabetikern ausgeprägter ist und mit dem Ausmass der diabetischen Stoffwechselstörung zunimmt.

Satte, diabetische Stachelmäuse zeigen gegenüber satten Normaltieren höhere Ruheumsätze; die höchsten Werte weisen die ketotisch-diabetischen Tiere auf.

Bei nüchternen Stachelmäusen können im Vergleich zu satten Tieren allgemein niedrigere Ruheumsätze gemessen werden. Nur bei ketotischen Versuchstieren liegen die Ergebnisse gegenüber Normaltieren signifikant höher.

Résumé

1. Des *Acomys* adultes nourris à volonté d'un mélange de graisses et d'hydrates de carbone et de carottes, mais sans eau à boire, n'augmentent pas de poids. Avec de l'eau à disposition mais sans carottes, leur poids augmente distinctement.

2. Les aliments riches en hydrates de carbone (maïs, blé, flocons d'avoine), donnés ensemble ou séparément, en même temps que de l'eau, entraînent une diminution de poids chez les adultes. Si on y ajoute des graines de tournesol, riches en graisses, on observe une augmentation de poids.

3. Les *Acomys* en croissance augmentent de poids plus rapidement en moyenne si ils reçoivent de l'eau avec une même alimentation mélangée, riche en graisse que si ils n'en reçoivent point.

   Les premiers troubles diabétiques du métabolisme peuvent être observés, dans le groupe recevant de l'eau, après un mois de durée d'expérience, à l'âge de huit semaines.

4. Nos études de métabolisme permettent de distinguer quatre groupes parmi les *Acomys* recevant une nourriture riche en graisse et de l'eau: 1. normaux, 2. adipeux, 3. diabétiques sans cétone, 4. diabétiques cétonuriques.

5. Le diabetes mellits apparaît plus souvent chez les individus de poids élevé que chez les plus léger.

6. Les mesures de glucose dans le sang montrent que la perturbation du métabolisme est réversible chez les individus atteints de diabète sans cétone, et irréversible chez ceux qui présentent du diabète cétonurique.

7. Les quantités de protéines métabolisées, calculées d'après les mesures de l'azote résiduel et de l'ammoniaque éliminés par l'urine, ne montrent une augmentation que chez les individus à diabète cétonique.

8. Les diabétiques sans cétone montrent une consommation de nourriture plus élevée que les normaux, et elle est encore plus élevée chez les diabétiques avec cétone.

Il existe des différences dans le choix de la nourriture: alors que tous les animaux consomment des quantités égales d'hydrocarbures, les individus adipeux montrent une prédilection pour les graines de tournesol, riches en graisses, et cette prédilection est accentuée chez les diabétiques, en fonction des troubles du métabolisme.

9. Les *Acomys* diabétiques, rassasiés, présentent des métabolismes de base plus élevés que les normaux. Les plus hautes valeurs se trouvent chez les diabétiques cétoniques.

   Chez les individus à jeûn, le métabolisme de base est en général plus bas que chez les rassasiés. Seuls les diabétiques cétoniques présentent des valeurs significativement plus élevées que les normaux.

Summary

1. Adult *Acomys* fed freely on a mixture of fats and carbon hydrates with carrots added, but without drinking water, show no increase in weight. With water at their disposal, but without carrots, their weight increases significantly.

2. Foods rich in carbohydrates (corn, wheat, oat flakes), whether given together or separately, together with water, induce a loss of eight in the adulte. If fat-rich sunflower seeds are added, a gain in weight results.

3. Growing *Acomys* put on weight faster, in the average, if they receive water with the same fat-rich food mixture, than if they do not.

   The first diabetic disturbances of the metabolism can be detected after one month of experimentation, at the age of 8 weeks.

4. Studies of metabolism show four groups among the animals receiving a fat-rich diet and water: 1. normals, 2. fat, 3. diabetic without cetone, 4. cetonic-diabetic.

5. Diabetes mellitus appears mor often in heavy-bodied animals than in lighter ones.

6. Measurements of sugar in the blood show that the metabolic disturbance is reversible in cases of diabetes without cetone and irreversible in cases of cetonic diabetes.

7. The amount of proteins, as computed from measurements of residual nitrogen and ammonia in urine, show an increase only in animals with cetonic diabetes.

8. Food consumption is higher in individuals with non-cetonic diabetes than in normal ones, and is even higher in those with cetonic diabetes.

Differences can be shown in the choice of food: whereas all animals consume equal quantities of carbohydrates, fat individuals show a preference for fat-rich sunflower seeds and this preference is more marked in diabetics, in proportion with their metabolic disturbances.

). When fed, diabetic *Acomys* show higher basal metabolic rates than normal individuals. Cetonic diabetics show the highest values.

Basal metabolic rates are generally lower in fasting individuals than in sated ones. Only the cetonic diabetics show significantly higher values than the normals.

LITERATURVERZEICHNIS

ADKINS, J. S., J. M. WERTZ and R. H. BOFFMANN. 1967. *Influence of addition of water or "nonessential" nitrogen on growth of rats fed low levels of essential L-amino acids.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 126: 500-504.

BARBORIAK, J. J., W. A. KRAHL, G. R. COWGILL and A. D. WHEDON. 1957. *Influence of high-fat diets on growth and development of obesity in the albino rat.* J. Nutrition 64: 241-249.

BERTHELOT, M. P. E. 1859. *Rep. chim. appl.* 1: 284.

BIELSCHOWSKY, M. and F. BIELSCHOWSKY. 1953. *A new strain of mice with hereditary obesity.* Proc. Univ. Otago Med. Sch. 31: 29-31.

— 1956. *The New Zealand strain obese mice.* Aust. J. exp. Biol. 34: 181-198.

CHRISTOPH, J. Y., DAGENAIS and J. MAYER. 1959. *Increased circulating insulin-like activity in obese hyperglycaemic mice.* Nature (Lond.) 184: 61.

— 1965. *Le syndrome récessif obésité-hyperglycémie de la souris. Ses relations possibles avec le diabète gras humain.* Bull. Acad. Med. Belg. 5: 309-390.

CIZEK, L. J. 1959. *Long term observation on relationship between food and water ingestion.* Am. J. Physiol. 197: 342-346.

CUÉNOT, L. 1905. *Les races pures et leurs combinaisons chez les souris.* Arch. Zool. exp. 3: 123-232.

DAWEKE, H.H., VAN LANDEGHEN, W. WINKELMANN und I. BACH. 1964. *Der Einfluss der Adipositas auf die insulinähnliche Aktivität und physiologische Insulinreserve beim Altersdiabetes.* Klin. W'schr.: 190-196.

DOCUMENTA GEIGY. 1960. *Wissenschaftliche Tabellen.* Basel.

DRYDEN, L. P., J. P. FOLEY, P. F. GLEIS and A. HARTMANN. 1956. *Experiments on the comparative nutritive value of butter and vegetable fats.* J. Nutrition 58: 189.

FENTON, P. F. and M. T. DOWLING. 1953. *Studies on obesity. 1. Nutritional obesity in mice.* J. Nutrition 49: 319-329.

— 1956. *Growth on fat deposition in the mouse. A definition of obesity.* Am. J. Physiol. 184: 52-54.

GLEASON, R. E., V. LAURIS and J. S. SOELDNER. 1967. *Studies on experimental diabetes in the Wellesley Hybrid mouse.* Diabetologia 3: 175-178.

GONET, A. E., W. STAUFFACHER, R. PICTET and A. E. RENOLD. 1965. *Obesity and diabetes mellitus with striking congenital hyperplasia of the islets of Langerhans in spiny mice (Acomys cahirinus).* Diabetologia 1: 162-171.

GONET, A. E., J. MOUGIN and A. E. RENOLD. 1965. *Hyperplasia and hypertrophy of the islets of Langerhans, obesity and diabetes mellitus in the mouse Acomys dimidiatus*. Acta Endocrinol. Suppl. 100: 135.

GORDON, E. S. 1962. *Relationship between obesity and diabetes mellitus*. Metabolism 2: 819-832.

HACKEL, D. B., K. SCHMIDT-NIELSEN, H. B. HAINES and E. MIKAT. 1965. *Diabetes mellitus in the sand rat (Psammomys obesus)*. Pathologic Studies. Lab. Invest. 14: 200-207.

— L. FROHMANN, E. MIKAT, H. E. LEBOVITZ, K. SCHMIDT-NIELSEN and T. D. KINNEY. 1966. *Effect of diet on the glucose tolerance and plasma insulin levels of the sand rat (Psammomys obesus)*. Diabetes 15: 105-114.

— E. MIKAT, H. E. LEBOVITZ, K. SCHMIDT-NIELSEN, E. S. HORTON and T. D. KINNEY. 1967. *The sand rat (Psammomys obesus) as an experimental animal in studies of diabetes mellitus*. Diabetologia 3: 130-134.

HAINES, H., D. B. HACKEL and K. SCHMIDT-NIELSEN. 1965. *Experimental diabetes mellitus induced by diet in the sand rat*. Am. J. Physiol. 208: 297-300.

HARPER, A. E. and H. E. SPIVEY. 1958. *Relationship between food intake and osmotic effect of dietary carbohydrate*. Am. J. Physiol. 193: 483-487.

HEFTI, F. und E. FLÜCKIGER. 1967. *Obesitas und diabetes mellitus bei Acomys cahirinus*. Rev. suisse Zool. 74: 562-566.

HELLERSTRÖN, C. and B. HELLMANN. 1963. *The islets of Langerhans in yellow obese mice*. Metabolism 12: 527.

HOFFMANN, W. S. 1947. *Photelometric Clinical Chemistry*. New York, William Morrow.

INGLE, D. J. 1967. *Effects of insulin on excretion of nitrogen in normal, depancreatized and steroid-diabetic rats*. Diabetes 16: 18-20.

JUNOD, A., J. LETARTE, A. E. LAMBERT and W. STAUFFACHER. 1968. *Studies in spiny mice (Acomys cahirininus) : Metabolic state and pancreatic insulin release. Hormon an metabolic research* (in press).

KEANE, K. W., C. J. SMUTKO, C. H. KRIEGER and A. E. DENTON. 1963. *Water addition to purified diets. Effects of water and carbohydrate on protein efficiency ratio in rats*. J. Nutrition 81: 87-90.

KLEIBER, M. 1967. *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier*. Hamburg und Berlin, Verlag Paul Parey.

KRAHL, M. E. 1957. *Speculations on the action of insulin, with a note on other hypoglycemic agents*. Perspect. Biol. Med. 1: 69-96.

KROOK, L., S. LARSSON and J. ROONEY. 1960. *The interrelationship of diabetes mellitus, obesity and pyometra in the dog*. Am. J. vet. res. 21: 120-124.

LARSSON, S. 1957. *Food preferences in obesity caused by goldthioglucose*. Acta physiol. scand. 40: 367-376.

— 1967. *Factors of importance for the etiology of obesity in mice. Chapter IV*. Acta physiol. scand. Suppl. 294: 34-39.

— 1967. *Factors of importance for the etiology of obesity in mice. Chapter VIII*. Acta physiol. scand. Suppl. 294: 66-73.

LEUTHARDT, F. 1961. *Lehrbuch der physiologischen Chemie*. Berlin, Walter de Gruyter u. Co.

MAYER, J., M. M. DICKIE, M. W. BATES and J. J. VITAL. 1951. *Free selections of nutrients by hereditarily obese mice*. Science 113: 745-746.

— 1955. *Regulation of energy intake and the body weight. The glucostatic and the lipostatic hypothesis*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 63: 15-42.

MAYER, J., M. 1960. *The obese hyperglycemie syndrome of mice as an example of "metabolic" obesity.* Am. J. clin. Nutr. 8: 712-718.

MEIER, H. and G. YERGANIAN. 1959. *Spontaneous hereditary diabetes mellitus in the chinese hamster. (Cricetulus griseus).* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 100: 810-815.

MICKELSEN, O., S. TAKAHASI and C. CRAIG. 1955. *Experimental obesity.* J. Nutrition 57: 541-554.

NIETHAMMER, A. und N. TIETZ. 1961. *Samen und Früchte des Handels und der Industrie.* Den Haag, W. Junk.

OLDERSHAUSEN, H. F. 1966. *Lehrbuch der Inneren Medizin.* Stuttgart. Schaffener-Verlag.

RANDLE, P. J. 1963. *The glucose fatty-acid cycle. Its role in insulin sensitivity and the metabolic disturbance of diabetes mellitus.* Lancet 1: 785-789.

RANHOTRA, G. S. and B. C. JOHNSON. 1965. *Effect of feeding different amino acid diets on growth rate and nitrogen retention of weanling rats.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 118: 1197-1201.

RENOLD, A. E. 1968. *Spontaneous diabetes and/or obesity in laboratory rodents.* Advances Metab. Dis. 3: 49-84.

RICHTERICH, R. 1965. *Klinische Chemie.* Basel (Schweiz)/New York, S. Karger.

ROGERS, Q. R. and A. E. HARPER. 1965. *Amino acid diets and maximal growth in the rat.* J. Nutrition 87: 267-273.

SCHMIDT-NIELSEN, K., H. B. HAINES and D. B. HACKEL. 1964. *Diabetes mellitus in the sand rat induced by standard laboratory diets.* Science 143: 689-690.

SELIGSON, D. and K. HIRAHARA. 1957. *The measurement of ammonia in whole blood erythrocytes, and plasma.* J. Lab. Clin. Med. 49: 962-974.

SNEYD, J. G. T. 1964. *Pancreatic and serum insulin in the New Zealand strain of obese mice.* J. Endocrinol. 28: 163-172.

SUBRAHMANYAM, K. 1960. *Metabolism in the New Zealand strain of obese mice.* Biochem. J. 76: 548-556.

THOMASSON, H. J. 1965. *The biological value of oils and fats I. Growth and food intake on feeding with natural oils and fats.* J. Nutrition 56: 455.

ZUCKER, T. F. and L. M. ZUCKER. 1962. *Hereditary obesity in the rat associated with high serum fat and cholesterol.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 110: 171.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 52: 903-907 — Décembre 1971

Une nouvelle espèce cavernicole de Suisse *Neobisium (N.) helveticum* (Arachnide, Pseudoscorpion, Neobisiidae)

par

J. HEURTAULT

Muséum national d'histoire naturelle, Laboratoire de zoologie (Arthropodes)
61, rue Buffon. Paris 5e. France.

Avec 1 planche

L'espèce est décrite d'après un exemplaire ♀ récolté par le Dr V. Aellen en 1964 dans la grotte du Poteux (Valais).

DESCRIPTION DE LA ♀ HOLOTYPE

Céphalothorax (fig. 1) à peine plus long que large. Deux paires d'yeux peu convexes, les yeux antérieurs distants de l'avant du céphalothorax d'une longueur sensiblement égale à leur diamètre. Trente et une soies céphalothoraciques (4 antérieures, 6 oculaires — auxquelles s'ajoutent des petites soies latérales entre les yeux et en avant de la première paire d'yeux — 7 médianes, 14 (!) postérieures. Epistome bien développé en forme de triangle isocèle dont la base est 2 fois plus grande que la hauteur.

Soies tergales : 15 . 14 . 13 . 14 . 14 . 14 . 17 . 16 . 16 . 13 . Les soies inégales ne sont pas alignées régulièrement, elles augmentent de taille de l'avant vers l'arrière.

Sternites. Huit soies sur l'opercule génital disposées en une ligne courbe transverse. Plaque criblée médiane en forme de champignon. Vingt-trois soies alignées au bord postérieur du sternite 3 et 4 soies au-dessus de chaque stigmate

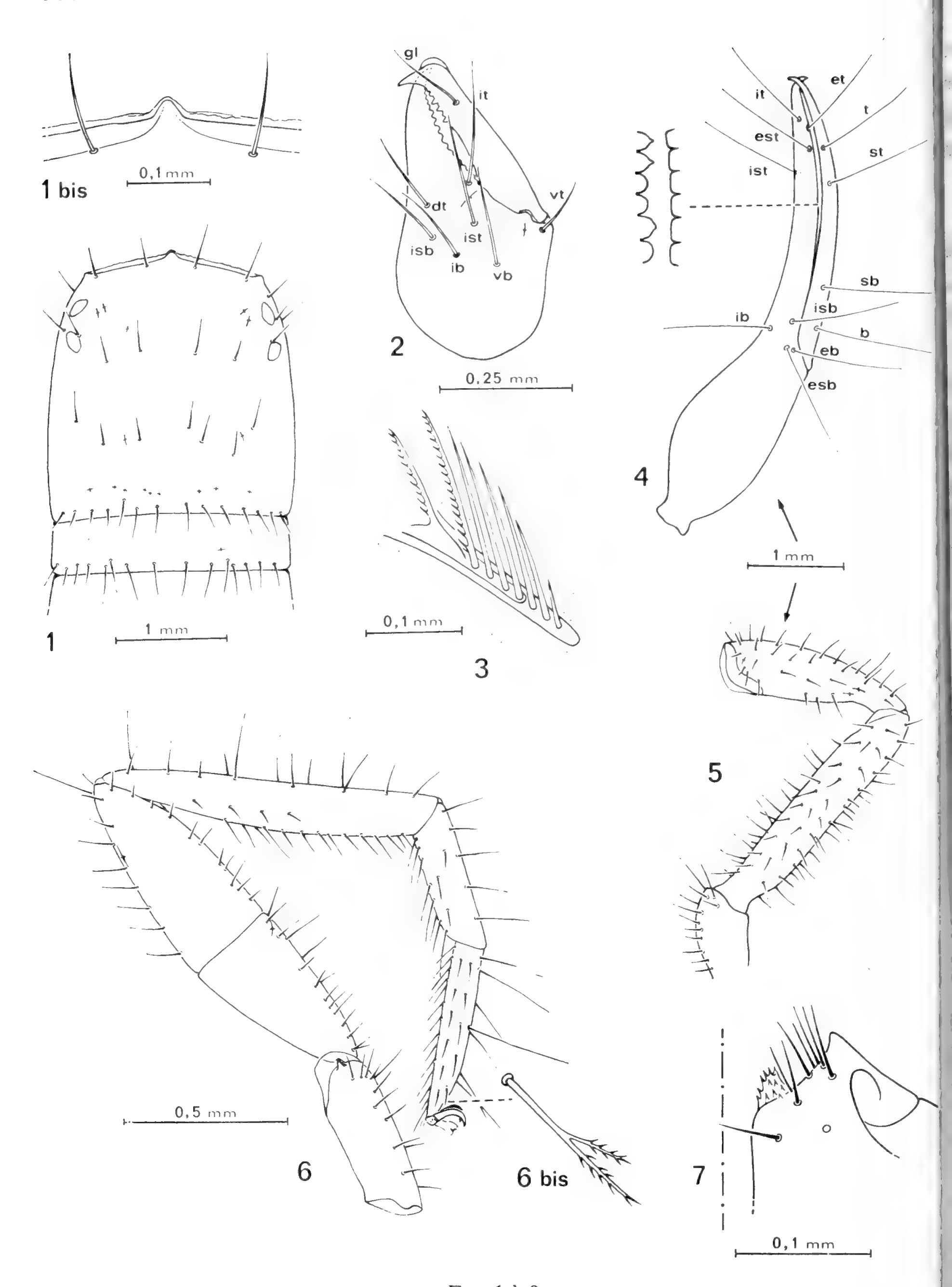


FIG. 1 à 9

Neobisium (N.) helveticum n. sp.

1: céphalothorax. 1 *bis*: épistome. 2: chélicère droite, vue externe, *gl*: soie galéale, *vt*, *vb*: soies ventrale terminale, ventrale basale; *it*, *ist*, *isb*, *ib*: soies intermédiaire terminale, intermédiaire sub-terminale, intermédiaire sub-basale, intermédiaire basale. 3: flagelle chélicérien. 4: pince droite, *t*, *st*, *sb*, *b*: soies terminale, sub-terminale, sub-basale, basale; *et*, *est*, *esb*, *eb*: soies externes terminale, sub-terminale, sub-basale, basale; *it*, *ist*, *isb*, *ib*: soies internes terminale, sub-terminale, sub-basale, basale. 5: fémur et tibia de la pince droite. 6: patte ambulatoire 4. 6 *bis*: soie sub-terminale. 7: partie antérieure de la hanche 1.

antérieur. Seize soies sur le sternite 4, 3 et 2 soies au-dessus des stigmates postérieurs. Vingt-cinq soies sur le sternite 5. Dix-neuf soies sur les sternites 6, 7. Vingt et une soies sur le sternite 8. Vingt soies sur le sternite 9. Seize soies sur le sternite 10.

Processus maxillaires avec 5 longues soies chacun.

Hanches des pattes-mâchoires : 17 et 18 soies. Seize et quinze soies aux hanches des pattes 1 dont l'angle distal interne se prolonge par un mamelon de chitine souple orné de spicules (fig. 7). Seize et quinze soies aux hanches des pattes 2. Onze et dix soies aux hanches des pattes 3. Vingt soies aux hanches des pattes 4.

Chélicères (fig. 2). Doigt mobile à tubercule fileur arrondi, pourvu de 8 canaux séricigènes terminaux. Cinq dents au doigt mobile séparées par des tubercules arrondis et 2 tubercules basaux. Six dents distales jointives au doigt fixe et 9 dents proximales écartées les unes des autres. Sept soies sur la main: *vt*, *vb*, *it*, *ist*, *isb*, *ib* (*isb* nettement écartée des 3 autres soies internes); *dt*. Flagelle typique des *Neobisium :* 8 soies inégales, les 2 distales dentelées, les autres simples, les 3 soies proximales isolées par leur insertion sur de la chitine dure, la soie distale est insérée sur un mamelon de chitine souple.

Pattes-mâchoires (fig. 4, 5). Trochanter avec 2 protubérances peu accentuées dont l'une porte une des deux lyrifissures. Fémur 5,8 fois plus long que large. Tibia 3,5 fois plus long que large, avec un pédoncule court, peu différencié et 2 lyrifissures au niveau de l'attache du pédoncule sur le tibia. Main 2,2 fois plus longue que large. Doigts égaux, 1,3 fois plus longs que la main avec pédoncule. Pince sans pédoncule, 4,8 fois plus longue que large. Tous les articles de la patte-mâchoire sont lisses.

Trichobothries. t au même niveau que *est ; eb* et *esb* très proches l'une de l'autre (fig. 4).

Denture. 81 dents au doigt mobile s'étendant jusqu'à la base du doigt, les 10 dents distales sont coniques et égales, les autres sont plates. Environ 90 dents au doigt fixe, inégales mais toujours coniques avec alternance irrégulière de grandes et de petites dents.

Pattes ambulatoires 1. 4 lyrifissures droites, presque parallèles sur la face interne du trochanter; préfémur avec une grande lyrifissure distale et une plus petite basale; télofémur avec 3 petites lyrifissures sur le tiers distal. Soies subterminales du tarse en Y à branches inégales et dentées.

Pattes ambulatoires 4. 4 ou 5 lyrifissures parallèles groupées sur le quart distal interne postérieur du trochanter; une lyrifissure courbe près de la suture préfémur-télofémur, sur la face postérieure; 2 lyrifissures au tiers distal du télofémur sur la face antérieure. Fémur 4,3 fois plus long que large. Poil tactile inséré au milieu du tarse. Poil subterminal en Y à branches inégales dentées.

Dimensions en millimètres. Corps: 2,900; céphalothorax: 0,925; pattes-mâchoires, fémur: 1,400-0,237; tibia: 0,975-0,275; pince sans pédoncule:

2,350-0,487; main avec pédoncule: 1,075-0,487; doigt: 1,525. Patte ambulatoire 1 préfémur: 0,675; télofémur: 0,450; tibia: 0,500; prétarse: 0,350; télotarse: 0,375 Patte ambulatoire 4, fémur: 1,200-0,275; tibia: 1,025-0,150; prétarse: 0,475 télotarse: 0,575.

SITUATION DE *NEOBISIUM (N.) HELVETICUM* DANS LA FAUNE EUROPÉENNE.

L'utilisation de la clef donnée en 1963 par M. Beier (Ordnung Pseudoscorpionidea — Bestimmungsbücher Bodenfauna Europas. Berlin) permet de retenir les caractères suivants (p. 82 et suivantes):

3*	*ist* du doigt fixe des pattes-mâchoires plus près de *it* que de *ib* et la plupart du temps distale par rapport au milieu du doigt. Pattes-mâchoires effilées	16
16*	Fémur des pattes-mâchoires lisse, tout au plus pourvu de quelques petits tubercules grossiers épars	24
24*	Doigt mobile des pattes-mâchoires denté nettement jusqu'à la base . .	31
31	*ist* éloignée de *ib* d'une distance inférieure au double de la distance *ist* — pointe du doigt	32
32*	Dents inégales au doigt fixe des pattes-mâchoires. Dents longues et dents courtes alternent dans la moitié distale du doigt	47
47	Epistome bien développé, saillant, plus ou moins pointu	48
48	. . . . *N. (N.) troglodytes* (Beier, 1928) *N. (N.) jugorum* (L. Koch, 1873) *N. (N.) noricum* (Beier, 1939) *N. (N.) carpathicum* (Beier, 1934)	

La nouvelle espèce se différencie facilement des 4 espèces précédentes par un fémur et un tibia plus élancés (L/1 du fémur = 5,8; L/1 du tibia = 3,5), par un nombre de dents élevé au doigt fixe (supérieur à 90) des pattes-mâchoires. D'autres caractères vraisemblablement utilisables ne sont malheureusement pas connus chez les 4 espèces citées. Il s'agit de

— la formule chétotaxique céphalothoracique et tergale.
— la forme précise de l'épistome.
— la forme de l'appareil génital.

BIBLIOGRAPHIE

ꞁEIER, M., 1963. *Ordnung Pseudoscorpionidea. Bestimmungsbücher Bodenfauna Europas.* Berlin.

/ACHON, M. et P. D. GABBUTT., 1964. *Sur l'utilisation des soies flagellaires chélicériennes dans la distinction des genres Neobisium J. C. Chamberlin et Roncus L. Koch. (Arachnides, Pseudoscorpions, Neobisiidae).* Bull. Soc. Zool. Fr., 89: 174-188.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 53: 909-935 — Décembre 1971

Parasitologische Untersuchungen an alpinen Kleinsäugern: Parasitische Milben (Acari)

von

Volker MAHNERT [1]

Mit 2 Abbildungen

EINLEITUNG

Im Rahmen einer Dissertation über Ento- und Ektoparasiten alpiner Kleinsäuger (MAHNERT 1970) wurden zwischen Herbst 1966 und Sommer 1968 in drei Untersuchungsgebieten Nordtirols (Umgebung von Innsbruck, 600—1400 m; Umgebung von Obergurgl, Ötztaler Alpen, 1800—2750 m; Kühtai, Stubaier Alpen, 2000—2400 m) von 664 Kleinsäuger (23 Arten) auch parasitische Milben abgesammelt. Von diesen Wirten wurden 2243 Acari der Parasitiformes, Sarcoptiformes und der Trombidiformes excl. Trombiculidae nachgewiesen. Die Trombiculidae konnten nicht regelmässig gesammelt werden, einzelne Ergebnisse werden hier angeführt; die Ixodidae werden anderenorts veröffentlicht (MAHNERT, in Druck). Für die hilfreiche Bestimmung des hier besprochenen Materials sowie für Literatur und Hinweise danke ich Herrn Doz. RNDr. M. MRCIAK, Bratislava, aufrichtig; ebenso gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. O. KEPKA (Graz), der die Determination der Trombiculidae übernommen hatte.

[1] Aus dem Institut für Zoologie und der Alpinen Forschungsstelle der Universität Innsbruck.

Tabelle 1

Die häufig gefangenen Kleinsäuger-Arten und ihre Befallsdichte.

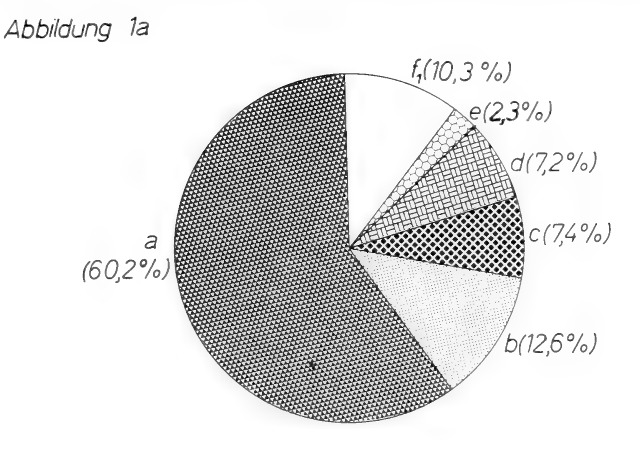
Wirt	unters.	positiv	%	Milbenzahl	Milbenzahl /unters. Wirt	Milbenzal /posit. Wi
S. araneus	104	17	16	26	0,2	1,5
Apodemus sp.	98	51	52	579	5,9	11,3
C. glareolus	203	64	31	845	4,1	13,2
M. agrestis	46	27	58	479	10,4	17,7
M. nivalis	130	25	19	94	0,7	3,7

Die zwei (drei ?) Arten der Gattung *Apodemus* werden gemeinsam behandelt da die systematische Trennung der Arten noch nicht eindeutig vorgenommei werden konnte. Neben den in Tabelle 1 angeführten Arten konnten noch folgend 7 Kleinsäuger- Arten als Wirte festgestellt werden (die erste Zahl in der Klamme gibt die Zahl der positiven Wirte, die zweite Zahl die der untersuchten Wirte an) *Myotis oxygnathus* (2/6), *Nyctalus noctula* (3/6), *Talpa europaea* (1/4), *Neomy anomalus* (2/2), *Sorex alpinus* (4/11), *Pitymys subterraneus* (6/12), *Microtu arvalis* (2/2); keine Milben konnten von *Crocidura suaveolens mimula* (5), *Sore minutus* (11), *Mus musculus* (4) und *Rattus norvegicus* (9) abgesammelt werden ebenso erwiesen sich die Gliridae (13) sowie *Myotis myotis* (2), *Rhinolophu ferrumequinum* (1) und *Rh. hipposideros* (1) als negativ.

Aus der vorstehenden Tabelle 1 ist ersichtlich, dass *Microtus agrestis* sowoh in der durchschnittlichen Befallsintensität wie auch in der Befallsextensität di höchsten Werte erreicht. Von 104 *Sorex araneus* konnten dagegen nur 26 Acar abgesammelt werden, nur 16% erwiesen sich befallen. Kepka (1964) vertritt di Meinung, dass Soriciden allgemein durch Geruchtsstoffe oder andere chemisch Reize für Trombiculiden wenig attraktiv sind, vielleicht spielt ein solcher Fakto auch hier eine Rolle. Allerdings wurde in zahlreichen vorliegenden Untersuchunger ein wesentlich höherer Befallsprozentsatz der Waldpitzmaus festgestellt (z.B Edler 1969, Mrciak et al. 1966), sodass die von mir erreichten Ergebnisse vielleicht auf andere Faktoren (rasche Abkühlung der Wirte z.B.) zurückzuführen sind.

Es war versucht worden, ein ungefähr gleichwertiges Material aus den Tallagen und aus der subalpinen und alpinen Stufe zu sammeln. So konnten von 345 Kleinsäugern aus Höhen zwischen 1800 m bis 2600 m 949 Milben (119 ♂♂, 720 ♀♀, 107 NII 3 NI), von 319 Wirten aus Tallagen (bis 1000 m) 1251 Milben (108 ♂♂, 976 ♀♀, 157 NII 9 NI) abgesammelt werden. Im Material der subalpinen und alpinen Stufe dominierte eine Art, *Laelaps clethrionomydis*, die 60,2% aller gefundenen Exemplare darstellt, gefolgt von *Hirstionyssus tatricus* (12,6%),

Iaemogamasus nidi (7,4%), *Laelaps hilaris* (7,2%) und *Hyperlaelaps arvalis* 2,3%). Die restlichen 10% umfassen alle übrigen in diesen Höhenstufen gefund-





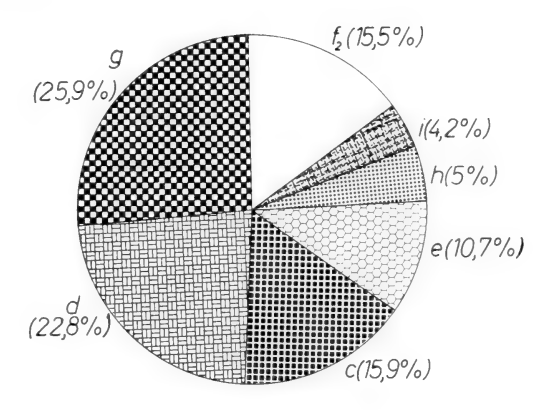


ABB. 1.

Prozentanteil der einzelnen Milbenarten (Parasitiformes vorw.) an der Gesamtausbeute aus dem Untersuchungsgebiet.
1a: Ausbeute aus der subalpinen-alpinen Stufe;
1b: Ausbeute aus Tallagen.
a = *Laelaps clethrionomydis*, b = *Hirstionyssus tatricus*, c = *Haemogamasus nidi*, d = *Laelaps hilaris*, e = *Hyperlaelaps arvalis*, f^1 = restliche Arten (18 spp.), f^2 = restliche Arten (27 spp.), g = *Laelaps agilis*, h = *Hirstionyssus carnifex*, i = *Eulaelaps stabularis*.

enen Arten. (Abb. 1a). In den tieferen Lagen scheinen mehrere Arten auf, die ungefähr gleich stark vertreten sind: *Laelaps agilis* (25,9%), *L. hilaris* (22,8%), *Haemogamasus nidi* (15,9%), *Hyperlaelaps arvalis* (10,7%), *Hirstionyssus carnifex*

(5%), *Eelaelaps stabularis* (4,2%). Ungefähr 15% entfallen auf die übrigen 2' Arten (Abb. 1b).

Von den in diesem Material aufgetauchten Arten sind meines Wissens fün aus Tirol bereits bekannt: *Cyrtolaelaps mucronatus*, *Macrocheles montanus* *Veigaia nemorensis*, *Eulaelaps stabularis* und *Eviphis ostrinus* (JAHN 1960, 1967 MOHR 1938; SCHMÖLZER 1962). Folgende Arten werden von FRANZ (1954) MRCIAK (1959) und WILLMANN (1951, 1953) aus Österreich gemeldet: *Eugamasu. lunulatus*, *E. remberti*, *Veigaia nemorensis*, *Macrocheles montanus*, *Cyrtolaelap: mucronatus*, *Macrocheles muscaedomesticae*, *Pachylaelaps furcifer*, *Haemogamasus hirsutus*, *H. horridus*, *H. nidi*, *Eulaelaps stabularis*, *Haemogamasu: hirsutosimilis* und *Hirstionyssus carnifex*.

DIE WIRTE UND IHRE MILBEN

Die einzelnen Milbenarten werden in alphabetischer Reihenfolge angeführt: die erste Zahlengruppe in der Klammer gibt die Anzahl der Wirte an, auf denen die betreffende Milbenart gefunden wurde, nach dem Doppelpunkt in der Klammer ist die Anzahl der auf diesem Wirt insgesamt angetroffenen Milben erwähnt.[1]

[1] Erklärung der verwendeten Abkürzungen:

NII ... Deutonymphe (= N)
NI ... Protonymphe (= P)
hyp. ... Hypopus
m. ... Männchen
f. ... Weibchen

Talpa europaea: *Eulaelaps stabularis* (1 m: 2 f), *Haemogamasus hirsutus* (1 m: 1 NII), *Hirstionyssus carnifex* (1 m: 2 m 62 f 1NII).

Sorex araneus: *Cyrtolaelaps minor* (1 m: 1NII), *C. mucronatus* (2 m 1 f: 3NII), *Eugamasus lunulatus* (1 f: 1 m), *E. remberti* (5 m 3 f: 9NII), *Euryparasitus emarginatus* (1 f: 1NII), *Haemogamasus horridus* (1 m 1 f: 1 f 1NII), *H. nidi* (1 f: 1 f), *Laelaps agilis* (1 f: 1 f), *L. hilaris* (1 f: 1 f), *L. muris* (1 m: 1 f), *Myonyssus ingricus* (2 f: 2 f), *Parasitus* sp. (1 m 2 f: 3NII).

Sorex alpinus: *Eugamasus remberti* (2 m: 8NII), *Euryparasitus emarginatus* (1 m: 1NII), *Haemogamasus horridus* (1 f: 1NII), *Hirstionyssus eusoricis* (1 m: 3 f), *Parasitus* sp. (1 m: 1NII), *Protomyobia claparedei* (2 m: 4 f), *Pygmephorus spinosus* (1 m: 1 f).

Neomys anomalus milleri: *Eugamasus remberti* (1 f: 3NII), *Haemogamasus hirsutosimilis* (1 f: 1 f), *Macrocheles muscaedomesticae* (1 m: 1 f), *Parasitus* sp. (1 m: 16NII).

Nyctalus noctula: *Cyrtolaelaps mucronatus* (1 m: 1NII), *Ichoronyssus flavus* (3 m: 4 f 3NII), *Spinturnix acuminatus* (3 m: 3 m 5f), *Steatonyssus spinosus* (1 m: 1 f).

Myotis oxygnathus: *Hirstionyssus* sp. (1 f: 1 m), *Spinolaelaps jacksoni* (1 f: 2 f), *Spinturnix myoti* (1 f: 5 m 4 f 5N), *Steatonyssus spinosus* (1 f: 2 f 4P), *Spinturnix* sp. (1 m: 3 f).

Apodemus sp.: *Cyrtolaelaps minor* (4 m 1 f: 5NII), *C. mucronatus* (1 m 1 f: 2NII), *Eugamasus lunulatus* (1 m: 1 f), *E. remberti* (7 m 1 f: 10NII), *Eulaelaps stabularis* (10 m 5 f:

2 m 24 f 1NII), *Euryparasitus emarginatus* (6 m 5 f: 14NII), *Haemogamasus hirsutosimilis* (2 m 5 f: 26 f), *H. hirsutus* (3 m 1 f: 6NII), *H. horridus* (4 m 2 f: 1 m 6NII), *H. nidi* (8 m 8 f: 1 m 118 f 4NII), *Hirstionyssus isabellinus* (1 f: 1 f), *H. musculi* (4 m: 11 f), *Laelaps agilis* (23 m 16 f: 31 m 271 f 15NII 8NI), *L. hilaris* (1 f: 2 f), *Macrocheles montanus* (1 m: 1 f), *Macrocheles* sp. (1 f: 1 f), *Myonyssus rossicus* (1 f: 5 f 1NII), *Parasitus* sp. (1 m 3 f: 7NII), *Poecilochirus necrophori* (1 m 1 f: 3NII), *Veigaia nemorensis* (1 m: 1 f).

Clethrionomys glareolus: *Cyrtolaelaps minor* (2 m 1 f: 4NII), *C. mucronatus* (3 m 1 f: 5NII), *Eugamasus lunulatus* (2 m 1 f: 2 m 2 f), *E. remberti* (2 m 2 f: 4NII), *Eulaelaps stabularis* (8 m 3 f: 12 f), *Eugamasus* sp. (1 m: 1NII), *Haemogamasus horridus* (2 m: 1 m 3NII), *H. nidi* (13 m 5 f: 21 m 46 f 7NII 1NI), *Hirstionyssus isabellinus* (3 m 1 f: 11 f), *H. tatricus* (3 m 4 f: 18 m 85 f 12NII), *Hyperlaelaps arvalis* (1 m 1 f: 2 m), *Hypoaspis heselhausi* (2 m: 2 f), *Laelaps clethrionomydis* (21 m 12 f: 67 m 474 f 36 NII 1NI), *L. hilaris* (2 m 1 f: 4 f), *Macrocheles matrius* subspec. nov.? (1 m: 1 f), *Myacarus arvicolae* (1 m: 15 hyp.), *Pachylaelaps furcifer* (1 m: 1 f), *Parasitus* sp. (1 m 5 f: 6NII), *Pygmephorus forcipatus* (1 f: 1 f).

Pitymys subterraneus: *Androlaelaps sardous* (1 f: 3 f), *Cyrtolaelaps minor* (1 m 1 f: 2NII), *Eugamasus remberti* (1 f: 1NII), *Eulaelaps stabularis* (1 m: 1 f), *Euryparasitus emarginatus* (1 f: 1NII), *Eviphis ostrinus* (1 f: 1 f), *Haemogamasus horridus* (2 f: 2NII), *H. nidi* (1 m 1 f: 2 m 7 f 1NII), *Hirstionyssus isabellinus* (1 f: 1 f), *Laelaps hilaris* (1 m: 1 f), *Macrocheles matrius* subspec. nov.? (2 m: 2 f), *Parasitus* sp. (1 m: 1NII).

Microtus arvalis rufescentefuscus: *Haemogamasus nidi* (1 f: 1 m 1 f), *Hyperlaelaps arvalis* (2 f: 6 m 12 f 1NI), *Laelaps hilaris* (1 f: 22 f).

Microtus agrestis: *Eugamasus remberti* (2 m 3 f: 6NII), *Eulaelaps stabularis* (7 m 2 f: 2 m 14 f), *Euryparasitus emarginatus* (1 f: 1NII), *Haemogamasus hirsutus* (1 m 1 f: 1 m 1NII), *H. horridus* (1 f: 1NII), *H. nidi* (6 m 5 f: 1 m 40 f 5NII), *Hirstionyssus isabellinus* (3 m 3 f: 2 m 7 f 1NII), *Hyperlaelaps arvalis* (10 m 9 f: 29 m 82 f 12NII 2NI), *Laelaps hilaris* (14 m 12 f: 24 m 231 f 9NII 3NI), *Ologamasus* sp. (1 m: 1 f), *Veigaia nemorensis* (1 m: 1 f), *P. necrophori* (1 m: 2NII), *P. spinosus* (1 m: 1 f).

Microtus nivalis: *Cyrtolaelaps minor* (1 m: 1NII), *C. mucronatus* (1 m 1 f: 2NII), *Eugamasus remberti* (1 f: 1NII), *Eulaelaps stabularis* (1 f: 1 f), *Euryparasitus emarginatus* (1 m: 1NII), *Haemogamasus nidi* (2 m 3 f: 7 m 8 f 3NII), *H. nidiformis* (1 f: 2 f), *Hirstionyssus isabellinus* (1 m 4 f: 10 f), *H. tatricus* (3 m 1 f: 2 m 3 f), *Hyperaelaps arvalis* (1 f: 1 m 1 f), *Laelaps hilaris* (7 m 5 f: 41 f 1NII), *Macrocheles montanus* (1 f: 1 f), *Parasitus* sp. (2 m 1 f: 5NII), *Pergamasus* sp. (1 f: 1 f), *Proctolaelaps pygmaeus* (1 m: 2 f).

BESPRECHUNG DER ARTEN

Folgende Trombiculiden-Arten wurden nachgewiesen, sie können aufgrund der unregelmässigen Aufsammlungen nur kurz behandelt werden und stellen sicherlich nur die in Tirol häufigsten Arten dar: *Leptotrombidium intermedia europaea* DANIEL et BERLIH, *Leptotrombidium komareki* DANIEL et DUSBABEK, *Neotrombicula autumnalis autumnalis* (RICHARDS), *Neotrombicula autumnalis inopinatum* (OUDEMANS), *Neotrombicula autumnalis earis* KEPKA, *Neotrombicula*

zachvatkini (SCHLUGER) und *Trombicula toldti* WINKLER; *Leptotrombidium komareki* konnte erstmals für Tirol nachgewiesen werden, als neuer Wirt schein *Nyctalus noctula* auf. Ebenfalls neue Wirte konnten für *L. intermedia europaea* *(Myotis oxygnathus)* und *T. toldti (Neomys anomalus)* gefunden werden.

Die systematische Reihung der nachstehenden parasitischen Acari wurde grossteils nach EVANS (1957) vorgenommen.

Protomyobia claparedei (Poppe, 1896)

Obergurgl, 1900 m, *Sorex alpinus:* 4 f (Fangmonat: VI).

Nach WILLMANN (1952) ein typischer Parasit von *S. araneus*; Myobien sind im allgemeinen sehr wirtstreu und auf bestimmte Säuger spezialisiert.

Pygmephorus spinosus (Kramer, 1877)

Umgebung Innsbruck, 800 m, *Microtus agrestis:* 1 f (IV) — Obergurgl 1900 m, *Sorex alpinus:* 1 f (VI).

Pygmephorus forcipatus Willmann, 1952

Obergurgl, 2000 m, *Clethrionomys glareolus:* 1 f (VI).

Pergamasus sp.

Timmelsjoch (Obergurgl), 2500 m, *Microtus nivalis:* 1 f (VIII).

Eugamasus lunulatus (J. Müller, 1859)

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus:* 3 m 3 f (II, VI, VII, IX).

Eugamasus remberti Oudemans, 1912

Umgebung Innsbruck, *Sorex araneus*, *Neomys anomalus*, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agrestis:* 26NII. (II-VII, IX, XII) — Obergurgl, 1900-2100 m, *Sorex alpinus*, *S. araneus*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus:* 16NII. (III, V-VII) — Kühtai, 2400 m, *Microtus nivalis* 1NII (VII).

Die adulten Stadien treten in den Nestern der Wirte auf, im Fell werden fast ausnahmslos die Deutonymphen angetroffen (MRCIAK 1959, MRCIAK et BRANDER 1967, MRCIAK et al. 1966).

Eugamasus sp.

Umgebung Innsbruck, *Clethrionomys glareolus*: 1NII (VI).

Parasitus sp.

Umgebung Innsbruck, *Sorex alpinus*, *S. araneus*, *Neomys anomalus*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*: 26NII (III, VI-X) — Obergurgl, 1800-2100 m, *Sorex araneus*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis*: 13NII (VI-IX).

Poecilochirus necrophori Vitzthum, 1930

Umgebung Innsbruck, *Apodemus sylvaticus*, *Apodemus* sp., *Microtus agrestis*: 5NII (I, VI, VIII).

Die Art kommt nur zufällig auf Kleinsäugern vor, normal parasitiert sie Käfer der Gattungen *Geotrupes* und *Necrophorus* (Mrciak 1959, Mrciak et Brander 1965); Mohr (1954) erwähnt diese Art als Parasit von *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *C. glareolus* und *M. agrestis*.

Cyrtolaelaps minor Willmann, 1952

Umgebung Innsbruck, bis 1400 m, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*: 9NII (IV-VIII, XI) — Obergurgl, 1900-2100 m, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis*: 3NII (VI, VII) — Hinterbärenbad (Kaisergebirge), 850 m, *Pitymys subterraneus*: 1NII (VI).

Im Fell treten die Deutonymphen auf, das Vorkommen auf Kleinsäugern ist jedoch selten und zufällig (Mrciak 1959).

Cyrtolaelaps mucronatus (G. et R. Canestrini, 1881)

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Nyctalus noctula*, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*: 8NII (I, IV, VIII, IX, XI) — Obergurgl, 1900-2500 m, *Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis*: 9NII (IV-VI, VIII, IX) — Kühtai, 2250 m, *Microtus nivalis*: 8NII (IX).

Der Fund auf *N. noctula* ist überraschend, denn bislang war die Art nur von Nagern und Spitzmäusen bekannt (Edler 1969, Mrciak et Tovornik 1966); Franz (1954) kennt die Art (sub *Protolaelaps mucronatus*) von mehreren Fundorten, darunter auch vom Türkenloch bei Kleinzell, einem bekannten Fledermausquartier. Willmann (1952) fand sie zweimal in Murmeltiernestern in der Steiermark.

Euryparasitus emarginatus (C. L. Koch, 1839)

Umgebung Innsbruck, bis 1400 m, *Sorex araneus, Apodemus flavicollis, A. sylvaticus Microtus agrestis:* 16NII (I, IV-VI, VIII, IX, XI, XII) — Obergurgl, 1900-2100 m. *Sorex alpinus, Pitymys subterraneus, Microtus nivalis:* 3NII (VI, VII) — Hinterbärenbad (Kaisergebirge), 850 m, *Pitymys subterraneus:* 1NII (VI).

Diese weit verbreitete Art lebt frei und räuberisch, kommt jedoch oft in Kleinsäugernestern und auch im Fell der Tiere selbst vor (Edler 1969).

Ologamasus sp.

Umgebung Innsbruck, *Microtus agrestis:* 1 f (VI).

Macrocheles matrius subspec. nov.?

Obergurgl, 2000-2100 m, *Pitymys subterraneus, Clethrionomys glareolus:* 3 f (VII).

Nach Mrciak (in litt.) könnte es sich hier um eine neue Unterart handeln. Das Vorkommen der Art im Haarkleid der Säuger ist mehr zufällig (Mrciak 1959).

Macrocheles montanus (Willmann, 1951)

Umgebung Innsbruck, *Apodemus flavicollis:* 1 f (VIII) — Kühtai, 2300 m, *Microtus nivalis:* 1 f (V).

Macrocheles muscaedomesticae (Scopoli, 1772)

Umgebung Innsbruck, *Neomys anomalus:* 1 f (III).

Macrocheles sp.

Umgebung Innsbruck, *Apodemus sylvaticus:* 1 f (VIII).

Proctolaelaps pygmaeus (J. Müller, 1859)

Obergurgl, 2000 m, *Microtus nivalis:* 2 f (V).

Die Art kommt hauptsichtlich in abgelagerten Pflanzenresten vor, weshalb die Nester verschiedener Kleinsäuger günstige Lebensbedingungen für sie bieten (Mrciak et Brander 1965).

Veigaia nemorensis (C. L. Koch, 1839)

Umgebung Innsbruck, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agrestis* : 2 f (VI).

Jahn (1967) konnte die Art von mehreren Fundorten Nordtirols aus Bodenproben gewinnen.

Pachylaelaps furcifer Oudemans, 1903

Umgebung Innsbruck, 1000 m, *Clethrionomys glareolus* : 1 f (VIII).

Diese normal freilebende räuberische Art kommt nur zufällig auf Kleinsäugern vor (Mrciak et Tovornik 1966).

Eviphis ostrinus (C. L. Koch, 1836)

Hinterbärenbad (Kaisergebirge), *Pitymys subterraneus* : 1 f (VI).

Die Art steigt in den Alpen bis zur Obergrenze der Zwergstrauchheidenstufe empor (Franz 1954).

Hypoaspis heselhausi Oudemans, 1912

Umgebung Innsbruck, 1000 m, *Clethrionomys glareolus* : 2 f (VI, VII).

Androlaelaps sardous Berlese, 1911

Hinterbärenbad (Kaisergebirge), 850 m, *Pitymys subterraneus* : 3 f (VI).

Das Vorkommen auf den Wirten und auch in den Nestern dürfte eher selten sein; Mrciak et al. (1966) fanden die Art am zahlreichsten in den Nestern der Rötelmaus C. glareolus.

Eulaelaps stabularis (C. L. Koch, 1836)

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Talpa europaea*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis* : 48 f 6 m 1NII (I, III-XI) — Obergurgl, 2000-2100 m, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus* : 4 f (V-VII) — Kühtai, 2400 m, *Microtus nivalis* : 1 f (VII).

Das Wirtsspektrum dieser Art ist sehr gross, sie bewohnt die Nester fast aller Kleinsäugerarten, wobei es manchmal fast zu einer Versuchung der Nester kommen kann. *E. stabularis* stellt, nach Untersuchungen von Daniel (1969), aktiv zu den Nestern wandernde Art dar, die keine allzu feste Beziehungen zur Umgebung aufweist und deshalb oberirdische wie unterirdische Nester besiedelt,

während z.B. *H. nidi* deutliche Abhängigkeit von mikroklimatischen Faktoren aufweist und daher oberirdische Nester bevorzugt. Sie kann auch den Menschen befallen (Mrciak 1959); die Art ist vom Patscherkofel bei Innsbruck auf *M. nivalis* gefunden worden (Mohr 1938).

Laelaps agilis C. L. Koch, 1836

Umgebung Innsbruck, bis 1400 m, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Apodemus* sp.: 31 m 272 f 15NII 8NI.

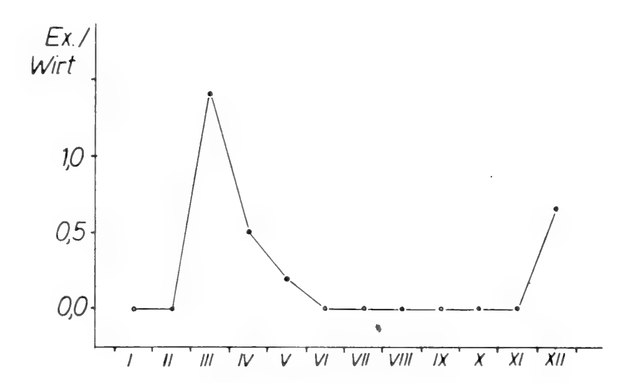
Das Auftreten dieser für die Gattung *Apodemus* typischen Art auf *S. araneus* ist ungewöhnlich und kommt normalerweise nur bei sehr engem Kontakt zwischen Waldspitzmaus und *Apodemus* spp. vor. Die Deutonymphen tauchten in den Monaten I, II, V, VI und XI auf, Protonymphen konnten auf den Wirten nur in den Monaten April bis Juni gefunden werden. (Tabelle 2).

Tabelle 2

Auftreten von L. agilis *auf* Apodemus *spp. in den einzelnen Monaten, angegeben ist die Exemplarzahl pro Wirt.*

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
m	0,3	0,2	—	0,3	1,5	0,1	1,0	—	0,1	—	0,2	—
f	5,8	2,7	0,2	5,9	7,5	1,4	4,0	1,8	4,1	1,3	2,7	—
NII	0,1	0,2	—	—	1,0	0,2	—	—	—	—	0,1	—
NI	—	—	—	0,5	0,3	0,1	—	—	—	—	—	—
unters. *Apod.*	11	10	5	7	7	11	7	11	11	6	8	4

Es hat demnach den Anschein, als ob neben den Adulti auch Deutonymphen überwintern und im Frühjahr zu Adulten heranwachsen, die Eiablage dürfte im frühen Frühjahr erfolgen, sodass die Protonymphen ungefähr im April auftauchen. Die im April und Mai auftretenden Deutonymphen könnten bereits aus diesjährigen NI entstanden sei. Das (allerdings einzige) darauf hin untersuchte Material wurde Ende Jänner bis Anfang Feber gesammelt: in dieser Zeit konnten 4 Männchen 47 Weibchen 3NII festgestellt werden. Von diesen Weibchen waren 7 Weibchen ohne Eier, 5 Weibchen befanden sich am Anfang der Ovulation, 24 Weibchen trugen Eier, 10 Weibchen zeigten Larven, ein Weibchen hatte sich eben entpuppt (Mrciak, in litt.). Im Untersuchungsgebiet scheint die Hauptvermehrunszeit dieser Art, nach dem Auftreten von Protonymphen zu schliessen, im späten Frühjahr zu liegen; die Zahl der Milben pro Wirt erreicht in den Monaten April und Mai das Maximum. Männchen konnten nur selten und



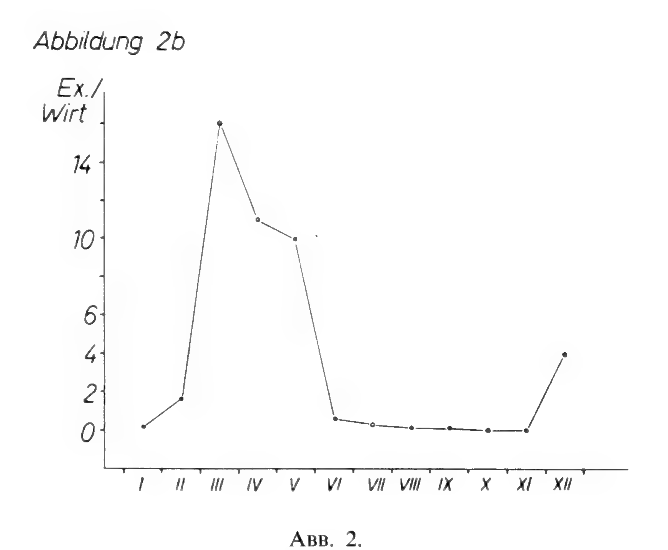


ABB. 2.

Jahreszeitliche Schwankungen im Auftreten zweier Stadien von *Laelaps clethrionomydis* auf *Clethrionomys glareolus* der subalpinen Stufe des Untersuchungsgebietes.
2a: *Laelaps clethrionomydis:* NII (Deutonymphen);
2b: *Laelaps clethrionomydis:* Weibchen.

poradisch auf den Wirten gefunden werden. KARG (1961) vermutete bei seinen Jntersuchungen an *Dendrolaelaps rectus*, dass die meisten Weibchen noch vor lem Winter befruchtet werden; das Auftreten von Larven und Nymphen zeigte in deutliches Frühjahrs- u. Sommermaximum.

Laelaps clethrionomydis Lange, 1955

Umgebung Innsbruck, 700-1000 m, *Clethrionomys glareolus:* 1 f 4NII. — Obergurgl 1800-2100 m, *Clethrionomys glareolus* 67 m 473 f 32 NII 1NI.

Diese *Laelaps*-Art ist in den Untersuchungsgebieten streng wirtspezifisch auf *C. glareolus*, strenger an den Wirt angepasst als es bei irgendeiner anderen Art dieses Materials der Fall zu sein scheint. Der Schwerpunkt des Auftretens von *L. clethrionomydis* liegt eindeutig in der subalpinen Stufe, nur ein Bruchteil der Exemplare konnte auf *C. glareolus* der Tallagen gefunden werden. Diese Bindung an eine Wirtsart oder — gattung kommt auch in anderen Aufsammlungen zum Ausdruck: Edler (1969) traf die Art nur auf *Clethrionomys glareolus* und *C. rufocanus* an. Mrciak et al. (1966) fanden zwar *L. clethrionomydis* auch auf *S. araneus*, *A. flavicollis*, *A. sylvaticus* und *P. subterraneus*, hauptsächlich erwies sich aber *C. glareolus* befallen. Als südwestliche Grenze der Verbreitung von *L. clethrionomydis* nimmt Mrciak (1959) das Gebiet der Steiner Alpen (Jugoslawien) an, Fundorte liegen aus Mitteleuropa, Ost- und Nordeuropa und aus Russland vor (Mrciak 1959, Edler 1969).

Die Männchen konnten nur relativ selten auf den Wirten angetroffen werden, die Deutonymphen traten in den Monaten März bis April und im Dezember auf (Abb. 2a), die einzige Protonymphe konnte im Mai erbeutet werden. Über das jahreszeitliche Auftreten von Weibchen gibt Abb. 2 b Auskunft. Aus diesen Darstellungen und der Tabelle 3 ist wieder ein deutlicher Gipfel im Frühjahr ersichtlich.

Tabelle 3

Auftreten der einzelnen Stadien von L. clethrionomydis *im subalpinen Bereich in den einzelnen Monaten, ausgedrückt in Exemplarzahl pro Wirt.*

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
m	—	0,8	2,2	0,4	0,1	—	0,3	—	—	—	—	2
f	0,1	1,6	16	11	10	0,6	0,7	0,1	0,01	—	—	4
NII	—	—	1,4	0,2	0,2	—	—	—	—	—	—	1
NI	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—	—

Das völlige Fehlen von *L. clethrionomydis* in den Monaten Oktober und November ist auffällig und unerklärlich: es wurden 13 bzw. 10 *C. glareolus* in den selben Biotopen wie z.B. 11 *C. glareolus* im März untersucht; im April wurden gleich viele *C. glareolus* (10) wie im November untersucht, es konnten 116 Exemp-

ıre dieser Milbenart gefunden werden. Auffällig auch der abrupte Gipfel im)ezember: von 14 *C. glareolus* wurden 109 *L. clethrionomydis* abgesammelt. Nach iner „Explosion" im Frühjahr scheint die Abundanz dieser Milbenart auf den Virten stetig abzunehmen und erst im Hoch- und Spätwinter wieder zuzunehmen.

Laelaps clethrionomydis scheint mehr ein Körperparasit denn ein Nestbewohıer zu sein: MRCIAK et al. (1966) konnten in 154 Nestern der Rötelmaus nur ein Veibchen finden, von 142 Rötelmäusen sammelten sie 235 Exemplare ab.

Laelaps hilaris C. L. Koch, 1836

Jmgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis:* 24 m 229 f 9NII 1NI. (II-IX, XI) — Barwies (Mieminger Plateau), 800 m, *Microtus agrestis:* 5 f (IV) — Obergurgl, 1800-2400 m, *Sorex araneus*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus arvalis*, *Microtus nivalis:* 37 f 1NII (IV, V, VII, IX) — Kühtai, 2250-2400 m, *Microtus nivalis:* 31 f (V, VIII, IX).

L. hilaris scheint im Untersuchungsgebiet eine gewisse Bindung an die Gattung *Microtus* aufzuweisen, die übrigen Kleinsäugerarten sind eher als Gelegenheits — und Zufallswirte anzusehen, was besonders für *S. araneus* gilt. So konnten im Tal von 268 Exemplaren allein 265 von *Microtus agrestis* abgesammelt werden, 2 Milben tauchten auf *Apodemus* spp. und eine Milbe dieser Art auf *C. glareolus* auf. In der subalpinen Stufe (zwischen 1800 und 2200 m) ist die Gattung *Microtus* nur mit einer Art vertreten (*M. agrestis* steigt nicht so hoch hinauf, *M. arvalis* kommt noch nicht vor, einzig *M. nivalis* wurde regelmässig gefangen); auf *S. araneus*, *P. subterraneus* und *C. glareolus* wurden 5 Weibchen gefunden: 140 Microtinen (ausgenommen *M. nivalis*) und 56 *S. araneus* wurden untersucht. Von 43 *M. nivalis* aus der gleichen Höhenstufe und den selben Biotopen konnten 10 Weibchen 1NII abgesammelt werden, auf einer *M. arvalis* aus der alpinen Grasheide (2400 m) fand ich 22 Weibchen ! Im Kühtai konnten auf 3 *M. nivalis* 31 Weibchen entdeckt werden.

Laelaps muris (Ljunh, 1799)

Jmgebung Innsbruck, 1000 m, *Sorex araneus:* 1 f (VIII).

Die Art wird als spezifischer Parasit der Gattung *Arvicola* angesehen (MRCIAK et TOVORNIK 1966, EDLER 1969), das Vorkommen auf *S. araneus* ist zufällig und ist wahrscheinlich als Folge eines engen Kontaktes mit *Arvicola terrestris* zu betrachten.

Hyperlaelaps arvalis (Zachvatkin, 1948)

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis :* 30 m 90 f 12NII 2NI (III-VII, IX). — Barwies (Mieminger Plateau), 800 m, *Microtus agrestis* 1 f (IV). — Obergurgl, 2000-2400 m, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus arvalis*, *Microtus nivalis :* 4 m 4 f 1NI (III, V, IX). — Kühtai, 2300 m, *Microtus arvalis* 4 m 9 f (V).

M. arvalis gilt als Hauptwirt dieser Art, kommt aber auch auf andere Gattungen der Microtinen häufig vor (Mrciak et Brander 1965, Mrciak et Tovornik 1966). Im Untersuchungsgebiet zeigt *H. arvalis* eine enge Bindung an die Erdmaus *M. agrestis* (oder an das von dieser Art bewohnte Biotop ?): 29 m 90 f 12NII 2NI konnten auf diesem Kleinsäuger festgestellt werden, ein einziges Weibchen wurde auf einer der 69 im Tal untersuchten *C. glareolus* gefunden. In der subalpinen und alpinen Stufe konnte der Grossteil des gesammelten Materials auf *M. arvalis* gefangen werden (19 Exemplare), die in der alpinen Grasheide lebt, 2 Exemplare tauchten auf insgesamt 130 untersuchten *M. nivalis* und ein Männchen auf 134 gefangenen *C. glareolus* auf ! Die kleine Zahl auf *M. nivalis* überrascht da zahlreiche Tiere im gleichen Biotop wie *M. arvalis* gefangen wurden. Die Denkmöglichkeit, dass das Nest der *M. nivalis* keine allzu günstigen Entwicklungsbedingungen bietet, ist wenig wahrscheinlich. Dieses „Meiden“ der Schneemaus durch *H. arvalis* könnte andererseits aber auch ein ökologischer Hinweis dafür sein, dass die Schneemaus, wie Lehman (1969) vermutet, in eine eigene Gattung zu stellen ist und eher mit der Gattung *Clethrionomys* denn mit *Microtus* verwandt ist.

Myonyssus ingricus Bregetova, 1956

Obergurgl, 2100 m, *Sorex araneus :* 2 f (V, VIII).

Die Wirtsbeziehungen dieser Art sind noch unklar: obzwar die Art meist von *Sorex* spp. abgesammelt wird (Mrciak et Brander 1965), konnte bei Nestuntersuchungen in den westlichen Karpathen die grösste Anzahl in Nestern der Rötelmaus *C. glareolus* gefunden werden (Mrciak et al. 1966).

Myonyssus rossicus Bregetova, 1956

Umgebung Innsbruck, *Apodemus flavicollis :* 5 f 1NII (XI).

M. rossicus tritt, wie *M. ingricus*, auf den Wirten anscheinend recht selten auf, bei Nestuntersuchungen (Mrciak et al., op. cit.) konnte wieder die grösste

Zahl in Rötelmausnestern gefunden werden. Die Art wurde bisher nur aus Russland, CSSR, Bulgarien, Albanien (MRCIAK 1959, 1960) u. Rumänien bekannt.

Haemogamasus horridus Michael, 1892

Umgebung Innsbruck, bis 1400 m, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*: 2 m 1 f 10NII (V, VI, VII, IX). — Hinterbärenbad (Kaisergebirge), 800 m, *Pitymis subterraneus* 1NII (VI). — Obergurgl, 2100 m, *Sorex alpinus*, *S. araneus*, *Pitymys subterraneus*: 3NII (VII, VIII).

Auf dem Wirt selbst halten sich häuptsächlich die Deutonymphen auf, während die adulten Stadien mehr in den Nestern zu finden sind (EDLER 1969, MRCIAK et BRANDER 1965).

Heamogamasus nidi Michael, 1892

Umgebung Inssbruck, bis 1000 m, *Sorex araneus*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Apodemus* sp., *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*: 7 m 174 f 14 NII (während des ganzen Jahres). — Hinterbärenbad (Kaisergebirge) 800 m, *Pitymys subterraneus*: 2 m 3 f (VI). — Obergurgl, 2000-2650 m, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis*: 24 m 44 f 5NII 1NI (III, V, VII, VIII, IX, XI, XII). — Kühtai, 2100 m, *Microtus nivalis*: 1NII (IX).

Als bevorzugter Wirt scheint in diesem Material *A. flavicollis* auf (43,8% aller gesammelten Exemplare stammen von diesem Wirt, der durchschnittlich von 1,5 Milben dieser Art befallen war), der zweitgrösste Prozentanteil konnte von *C. glareolus* abgesammelt werden (27,3%), doch wurden auf einer Rötelmaus im Durchschnitt nur 0,3 *H. nidi* angetroffen, während auf *M. agrestis* (bei einem Anteil von 20%) 1,2 Exemplare pro Wirt gefunden wurden. Die Prozentzahlen, wie sie auch EDLER (1969) z.B. angibt, sind m.E. nach nicht geeignet, eine Aussage über eine eventuelle Wirtsbevorzugung zu erlauben; dazu müsste die Zahl der untersuchten Wirte in Beziehung mit den Milbenzahlen gebracht werden. Ihre Verbreitung erstreckt sich über die gesamte nördliche Hemisphäre (MRCIAK 1959); in Österreich stellte FRANZ (1954) die Art bis 2500 m fest, SCHWEIZER (1949) erwähnt sie aus Höhen zwischen 1900 m und 2300 m. *H. nidi* bevorzugt, wie auch *H. hirsutus*, oberirdische Nester und besiedelt diese relativ stabil (DANIEL 1969).

Haemogamasus nidiformis Bregetova, 1955

Kühtai, 2250 m, *Microtus nivalis*: 2 f (IX).

Während in Mittel- und Osteuropa diese Art hauptsächlich in grösseren Höhen vorkommt (MRCIAK 1959), tritt sie in Nordeuropa (Schweden) auch in

Höhen zwischen 400 m und 800 m auf (EDLER 1968, 1969). Bisher ist sie nur au der USSR, aus der Tschechoslowakei, aus Bulgarien und Schweden gemelde worden. Der einzige Fund in Nordtirol gelang an der oberen Grenze der Zwerg strauchheide.

Haemogamasus hirsutus Berlese, 1889

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Talpa europaea*, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agres tis:* 1 m 7NII (IV-VII, XI). — Barwies (Mieminger Plateau) 800 m, *Microtu agrestis:* 1NII (IV).

Im Fell des Wirtes treten nur selten die adulten Formen auf; das Wirtsspek trum ist umfangreich, Vorkommen der Art sind aus allen Teilen Europas gemelde (EDLER 1969). Die Art kann als Überträger einer Encephalitis von medizinische Bedeutung sein (MRCIAK et BRANDER 1965).

Haemogamasus hirsutosimilis Willmann, 1952

Umgebung Innsbruck, bis 100 m, *Neomys anomalus*, *Apodemus flavicollis:* 27 f.

Diese mit *H. hirsutus* nahe verwandte Art weist eine enge Beziehung mi Vertretern der Gattung *Apodemus* auf. Sie wurde von WILLMANN nach Materia von *A. flavicollis* und *A. agrarius* beschrieben, MRCIAK et TOVORNIK (1966) fande sie auf *A. flavicollis*, in den vorliegenden Material wurden 26 Weibchen vo *A. flavicollis* abgesammelt, nur ein Weibchen tauchte (als Zufallsfund ?) au *N. anomalus* auf. Sie konnte in den Monaten I, II, IV, VI, XI und XII gefunde werden.

Hirstionyssus isabellinus Oudemans, 1913

Umgebung Innsbruck, bis 1200 m, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtu agrestis:* 2 m 18 f 1NII (IV, VI-VIII). — Hinterbärenbad (Kaisergebirge), 800 m *Pitymys subterraneus:* 1 f (VI). — Obergurgl, 1900-2500 m, *Clethrionomys glareolus Microtus nivalis:* 7 f (VI, VIII). — Kühtai, 2250 m, *Microtus nivalis:* 4 f (VIII, IX)

Die Art parasitiert vor allem auf Microtiden, kommt aber auch auf Soricide vor (EDLER 1969); sie ist aber auch auf Musteliden gefunden worden, auf die si vielleicht von den erbeuteten Kleinsäugern übergegangen ist (MRCIAK e BRANDER 1965). In Nordtirol dürfte sie eine der höchststeigenden parasitische Milben sein.

Hirstionyssus carnifex (C. L. Koch) Oudemans, 1913

Umgebung Innsbruck, *Talpa europaea:* 2 m 62 f 1NII (XI).

Nach STRANDTMANN et WHARTON (1958) kommt die Art auf *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis* und anderen Kleinsäugern vor; in Mitteleuropa konnte sie hauptsächlich auf *Talpa europaea* gefunden werden (MRCIAK et TOVORNIK 1966, MRCIAK et al. 1966).

Hirstionyssus tatricus Mrciak, 1958

Obergurgl, 2000-2100 m, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus nivalis*: 20 m 87 f 12 NII (III, V, VIII, XI, XII). — Kühtai, 2250 m, *Microtus nivalis*: 1 f (IX).

Es handelt sich hier um eine vorwiegend alpin auftretende Art, deren Hauptwirt *Microtus nivalis* ist. Sie wurde bisher nur aus der Hohen Tatra (CSR), den Steiner Alpen (Jugoslawien), und dem Rila-Gebirge (Bulgarien) vorwiegend auf *M. nivalis* (MRCIAK 1959, 1964) und in Nordschweden gefunden (EDLER 1968).

Im jahreszeitlichen Auftreten ist ein Maximum aller Stadien im Winter zu erkennen; allerdings stammt dieses Material von nur drei Wirten: Von je einer *C. glareolus* wurden am 14.XII 11 m 47 f 8NII abgesammelt, am 17.III. · m 22 f 2NII, am 17. Mai 3 m 10 f 2NII. Auf den übrigen Wirten (vier *C. glareolus* und vier *M. nivalis*) trat die Art nur in wenigen Exemplaren (1—3) auf. In den Untersuchungsgebieten wird *C. glareolus* gegenüber *M. nivalis* offensichtlich bevorzugt: 5,2% der *C. glareolus* und 3% der *M. nivalis* wurden als Wirte von *H. tatricus* festgestellt, auf einer Rötelmaus konnte eine durchschnittliche Zahl von 0,8 Exemplaren *H. tatricus* gefunden werden, auf einer Schneemaus dagegen nur 0,04 Exemplare ! In einem typischen *M. nivalis*-Habitat, im Kühtai, wo *C. glareolus* nicht mehr vorkommt, tauchte ein einziges Weibchen von *H. tatricus* auf einer von 81 untersuchten Schneemäusen auf.

Hirstionyssus eusoricis Bregetova, 1956

Obergurgl, 2000 m, *Sorex alpinus*: 3 f (VI).

Diese nur aus wenigen Ländern Europas (Estland, Lettland, europäischer Teil der USSR: STRANDTMANN et WHARTON 1958; CSSR: MRCIAK et ROSICKY 1956; Rumänien: FEIDER et al. 1965) bekannte Art wird vorwiegend auf Soriciden gefunden und stellt vielleicht (wie *H. soricis* TURK) einen typischen Parasiten dieser Kleinsäuger dar.

Hirstionyssus musculi (Johnston, 1849)

Umgebung Innsbruck, bis 1000 m, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus* sp.: 11 f (IV-VI, VIII).

Ein typischer Parasit auf Vertretern der Gattung *Apodemus*, auf Microtine tritt die Art selten auf (Mrciak et Brander 1965); in Gebieten, in denen *Apodemus*-Arten fehlen, konnte *H. musculi* auf *M. agrestis* und *C. glareolus* gefunden werde (Edler 1968).

Hirstionyssus sp.

Imst, *Myotis oxygnathus:* 1 m (X).

Myacarus arvicolae (Dujardin, 1849)

Umgebung Innsbruck, 1000 m, *Clethrionomys glareolus:* 15 Hypopus (III).

Verschiedene Kleinsäuger-Arten dienen als Wirt dieser Art, die auf de einzelnen Wirten oft in grösserer Zahl auftritt (Mrciak et Brander 1965; Samsinak 1957).

Ichoronyssus flavus (Kolenati, 1856)

Innsbruck, *Nyctalus noctula:* 4 f 3NII (VIII).

I. flavus wurde von Radovsky (1967) unter die Synonyme von *Macronyssus flavus* (Kolenati) eingereiht; diese Art parasitiert vorwiegend auf *N. noctula* und ist von diesem Wirt aus zahlreichen Ländern Europas bekannt geworden.

Spinolaelaps jacksoni Radford, 1940

Imst, *Myotis oxygnathus:* 2 f (X).

Radovsky (1967) betrachtet *S. jacksoni* als Synonym von *Ichoronyssus scutatus* (Kolenati, 1856) und führt eruopäische Fundorte aus Frankreich, de Tschechoslowakei und Russland an, als Wirte werden vorwiegend *Myotis*-Arte befallen. *M. oxygnathus* konnte als Wirt dieser Art im Libanon gefunden werden.

Steatonyssus spinosus Willmann, 1936

Innsbruck, *Nyctalus noctula:* 1 f (VIII). — Imst, *Myotis oxygnathus:* 2 f 4P (X).

St. spinosus weist eine weite Verbreitung in der Palaearktis auf und konnt auf zahlreichen Fledermaus-Arten gefunden werden. In Europa ist sie allerding bisher nur aus Deutschland und der Tschechoslowakei bekannt gewese (Radovsky op. cit).

Spinturnix acuminatus (C. L. Koch, 1836)

Innsbruck, *Nyctalus noctula:* 3 m 5 f (VIII).

Nach STRANDTMANN et WHARTON (1958) über ganz Europa verbreitet, als Hauptwirt wird der Abendsegler *N. noctula* angegeben.

Spinturnix myoti (Kolenati, 1858)

Imst, *Myotis oxygnathus:* 5 m 4 f 5N (X).

Ausser Fledermäusen der Gattung *Myotis* befällt diese Art auch zahlreiche andere Fledermausarten, aus Ländern Europas, und des Fernen Ostens, aus den USA und aus Nordafrika wurden Funde gemeldet (MRCIAK et NYHOLM 1967).

Spinturnix sp.

Schloss Tratzberg bei Schwaz, *Myotis oxygnathus:* 3 f (IX).

AUFTRETEN DER ARTEN IN DEN EINZELNEN MONATEN

In dieser Aufstellung sind die (wenigen) Milben der Chiroptera nicht berücksichtigt, da diese Wirte nur zufällig und sporadisch abgesucht worden ware. Die Arten werden in alphabetischer Reihenfolge angeführt, in Klammern werden die Stückzahlen der einzelnen angetroffenen Stadien erwähnt.

JANUAR: *C. mucronatus* (2NII), *E. stabularis* (1 m), *E. emarginatus* (1NII), *H. hirsutosimilis* (1 f), *H. nidi* (5 f), *L. agilis* (3 m 60 f 2NII), *L. clethrionomydis* (1 f), *P. necrophori* (2NII) 8 Arten, 83 Exemplare.

FEBRUAR: *E. lunulatus* (1 m), *E. remberti* (1NII), *H. hirsutosimilis* (8 f), *H. nidi* (22 f 3NII), *L. agilis* (2 m 27 f 2NII), *L. clethrionomydis* (4 m 8 f), *L. hilaris* (1 m 1 f) 7 Arten, 80 Exemplare.

MÄRZ: *E. remberti* (2NII), *E. stabularis* (1 f), *H. nidi* (1 m 3 f), *H. tatricus* (4 m 22 f 2NII), *H. arvalis* (13 m 25 f 3NII), *L. agilis* (1 f), *L. clethrionomydis* (25 m 177 f 15NII), *L. hilaris* (3 m 67 f), *M. muscaedomesticae* (1 f), *M. arvicolae* (15 Hyp.), *Parasitus* sp. (16NII).
11 Arten, 396 Exemplare.

APRIL: *C. minor* (1NII), *C. mucronatus* (3NII), *E. remberti* (6NII), *E. stabularis* (3 m), *E. emarginatus* (3NII), *H. hirsutosimilis* (1 f), *H. hirsutus* (2NII), *H. nidi* (5 m 24 f 6NII), *H. isabellinus* (1NII), *H. musculi* (1 f), *H. arvalis* (11 m 37 f 7NII 2NI),

L. agilis (2 m 35 f 4NI), *L. clethrionomydis* (4 m 109 f 6NII), *L. hilaris* (11 m 43 2NII 1NI), *P. spinosus* (1 f).
15 Arten, 331 Exemplare.

MAI: *C. minor* (5NII), *C. mucronatus* (3NII), *E. remberti* (11NII), *E. stabularis* (5 1NII), *E. emarginatus* (3NII), *H. hirsutus* (2NII), *H. horridus* (1 f 1NII), *H. nid* (8 m 20 f 2NII), *H. musculi* (3 f), *H. tatricus* (4 m 14 f 2NII), *H. arvalis* (8 m 10 f), *L agilis* (11 m 47 f 7NII 2NI), *L. clethrionomydis* (1 m 89 f 2NII 1NI), *L. hilaris* (2 n 25 f 1NII), *M. montanus* (1 f), *M. ingricus* (1 f), *P. pygmaeus* (2 f).
17 Arten, 295 Exemplare.

JUNI: *A. sardous* (3 f), *C. minor* (5NII), *C. mucronatus* (1NII), *E. lunulatus* (1 m), *E. remberti* (14NII), *Eugamasus* sp. (1NII), *E. stabularis* (5 f), *E. emarginatus* (4NII) *E. ostrinus* (1 f), *H. hirsutosimilis* (2 f), *H. hirsutus* (3NII), *H. horridus* (1 m 8NII) *H. nidi* (2 m 13 f 1NII), *H. eusoricis* (3 f), *H. isabellinus* (15 f), *H. musculi* (6 f) *H. arvalis* (1 m 5 f 1NII), *H. heselhausi* (1 f), *L. agilis* (1 m 12 f 3NII 2NI), *L. cle thrionomydis* (8 f), *L. hilaris* (29 f), *Ologamasus* sp. (1 f), *Parasitus* sp. (7NII), *P. necro phori* (2NII), *P. claparedei* (4 f), *P. forcipatus* (1 f), *P. spinosus* (1 f), *V. nemorensi* (2 f).
28 Arten, 170 Exemplare.

JULI: *C. minor* (2NII), *E. lunulatus* (1 m 2 f), *E. remberti* (3NII), *E. stabularis* (13 f) *E. emarginatus* (1NII), *H. hirsutus* (1 m), *H. horridus* (2NII), *H. nidi* (1 m 33 f 4NII) *H. isabellinus* (3 f), *H. arvalis* (3 m 11 f 1NII), *H. heselhausi* (1 f), *L. agilis* (8 n 22 f), *L. clethrionomydis* (4 m 9 f), *L. hilaris* (18 f 1NII), *M. matrius* (3 f), *Parasitus* sp (5NII).
16 Arten, 152 Exemplare.

AUGUST: *C. minor* (1NII), *C. mucronatus* (2NII), *E. stabularis* (6 f), *E. emarginatu* (1NII), *H. horridus* (2NII), *H. nidi* (12 f 1NII), *H. isabellinus* (2 m 16 f), *H. muscul* (1 f), *H. tatricus* (1 m 1 f), *L. agilis* (14 f), *L. clethrionomydis* (2 f), *L. hilaris* (5 n 44 f 5NII 2NI), *L. muris* (1 f), *M. montanus* (1 f), *Macrocheles* sp. (1 f), *M. ingricu* (1 f), *P. furcifer* (1 f), *Parasitus* sp. (3NII), *Pergamasus* sp. (1 f), *P. necrophori* (1NII)
20 Arten, 128 Exemplare.

SEPTEMBER: *C. mucronatus* (11NII), *E. lunulatus* (1 f), *E. remberti* (1NII), *E. stabulari* (3 m 6 f), *E. emarginatus* (4NII), *H. horridus* (1 m 1NII), *H. nidiformis* (2 f), *H. nid* (1 m 2 f 2NII), *H. isabellinus* (3 f), *H. tatricus* (1 f), *H. arvalis* (3 m 5 f 1NI), *L. agili* (2 m 40 f), *L. clethrionomydis* (1 f), *L. hilaris* (1 m 56 f 1NII), *Parasitus* sp. (7NII)
15 Arten, 156 Exemplare.

OKTOBER: *E. stabularis* (9 f), *H. nidi* (4 f), *L. agilis* (5 f), *Parasitus* sp. (1NII).
4 Arten, 19 Exemplare.

NOVEMBER: *C. minor* (1NII), *C. mucronatus* (2NII), *E. stabularis* (2 m 4 f), *E. emar ginatus* (3NII), *H. hirsutosimilis* (13 f), *H. hirsutus* (1NII), *H. nidi* (9 m 73 f 1NI) *H. carnifex* (2 m 62 f 1NII), *H. tatricus* (3 f), *L. agilis* (2 m 16 f 1NII), *L. clethrio nomydis* (1 f), *L. hilaris* (1 m 13 f), *M. rossicus* (5 f 1NII).
13 Arten, 217 Exemplare.

DEZEMBER: *E. remberti* (4NII), *E. emarginatus* (1NII), *H. hirsutosimilis* (1 f), *H. nid* (6 m 10 f 1NII), *H. tatricus* (11 m 47 f 8NII), *L. clethrionomydis* (28 m 68 f 13NII)
6 Arten, 198 Exemplare.

In einem Vergleich der einzelnen Monatsfänge muss berücksichtigt werden, dass einige Arten nur in einem einzigen Fangjahr auftauchten, z.B. *H. musculi* im Jahre 1967; *H. hirsutus* konnte nicht im Jahr 1968 gefunden werden; *Hypoaspis heselhausi* fand ich wieder nur 1969. Diese Festellung trifft natürlich besonders auf jene Arten zu, die nur einmal auf einem Wirt gefunden werden konnten (16 Arten, die Fledermaus-Milben noch ausgenommen). Trotz dieser gewissen Uneinheitlichkeit der Monatsaufsammlungen scheint die Tatsache interessant, dass die in einem Monat auf den Wirten angetroffene absolute wie relative Zahl von Milbenindividuen gegen den Sommer hin trotz höherer Zahl von untersuchten Wirten absinkt, die absolute Artenzahl jedoch (erwartungsgemäss) zunimmt. Im März wurden 37 Wirte untersucht und auf einem Wirt durchschnittlich 10,7 Milben gefunden; die Artenzahl pro Wirt betrug 0,3. Im Juni konnten auf einem Kleinsäuger 3,6 Milben und 0,5 Arten angetroffen werden. Im August konnten auf einem Wirt nur 1,7 Milben, im November dagegen bereits wieder 3,8 Milben gefunden werden. Nach diesen Ergebnissen zu schliessen, wäre die günstigste Zeit, in der man sich den besten Überblick über die vorkommenden Arten der Milben verschaffen kann, der Spätfrühling und Frühsommer (Juni, Juli, August).

Die höchste Stückzahl auf einem Wirtindividuum konnte auf einer Gelbhalsmaus *Apodemus flavicollis* mit 94 Exemplaren angetroffen werden (7 Arten: *E. emarginatus*, *C. mucronatus*, *E. stabularis*, *L. agilis*, *M. rossicus*, *H. nidi*, *H. hirsutosimilis*; davon gehörten 60 Exemplare zu *H. nidi*). Sehr häufig konnten mehrere Arten auf einem Kleinsäugerexemplar gefunden werden, meist waren es 3—4 Arten (37 mal bzw. 15 mal); auf sechs Wirtsindividuen wurden 5 Arten entdeckt, sechs Arten tauchten auf insgesamt fünf Kleinsäugern auf, zweimal wurden je sieben Milbenarten von einem Wirtsexemplar abgesammelt; von *Pitymys subterraneus*: *E. emarginatus*, *C. minor*, *A. sardous*, *E. ostrinus*, *H. horridus*, *H. isabellinus*, *H. nidi*: einmal 8 von *Apodemus flavicollis*: *C. mucronatus*, *E. emarginatus*, *E. stabularis*, *H. hirsutosimilis*, *H. hirsutus*, *H. horridus*, *H. nidi* und *L. agilis*.

Öfters kamen auf den Wirten die gleichen Milben-Artbündel vor. So konnten auf 18 der 27 als Milbenträger nachgewiesenen *Microtus agrestis*, *H. arvalis* und *L. hilaris* gemeinsam gefunden werden (beide Arten kamen noch auf einer *Microtus nivalis* und einer *Microtus arvalis* vor); auf acht *M. agrestis* traten nur diese zwei Arten auf. Nach der Häufigkeit des gemeinsamen Auftretens zu schliessen, dürften die beiden Arten in den Nestern der *M. agrestis* die günstigsten Vermehrungsbedingungen vorfinden. *Laelaps hilaris* konnte noch auf sechs Wirten in Verbindung mit *H. isabellinus*, dreimal zusammen mit *E. stabularis*, *H. nidi* und *H. arvalis* gefunden werden. Auf 13 Kleinsäugern lebten *L. hilaris* und *H. nidi* gemeinsam, das Artenbündel *L. hilaris* — *H. nidi* — *H. arvalis* konnte achtmal auf *M. agrestis* gefunden werden. *Laelaps clethrionomydis* parasitierte auf 33 *Clethrionomys glareolus*, auf 21 Wirten dieser Art stellte sie die einzige

Milbenart dar; sechsmal tauchten *L. clethrionomydis* und *H. tatricus* gemeinsam auf, die Kombination *L. clethrionomydis* — *H. tatricus* — *H. nidi* wurde au drei Wirtstieren gefunden. *Laelaps agilis* war auf *Apodemus* am häufigsten begleite von *E. stabularis* u. *E. remberti* (sechsmal), von *E. remberti* — *H. nidi* (5), vo *H. nidi* (8); gemeinsam mit *H. hirsutosimilis* wurde sie auf sieben Wirten gefunden mit *H. horridus* auf sechs und mit *H. hirsutus* auf vier *Apodemus*-Wirten. Die Ar *Eugamasus remberti* konnte auf acht Wirtsindividuen gemeinsam mit *E. stabulari* entdeckt werden. Die meisten übrigen Kombinationen tauchten nur auf ein ode zwei Wirten auf.

VERTIKALVERBREITUNG

Über die Verbreitung in den einzelnen Höhenstufen können selbstverständlich keine endgültigen Angaben gegeben werden, da einerseits fast keine Fänge zwischen 1000 m und 2000 m vorliegen, andererseits aber die höchsten vereinzelten Fänge nur aus 2600 m stammen. Schlüssige Aussagen über die Höhenverbreitung parasitischer Milben könnten überhaupt nur anhand zahlreicher Nestuntersuchungen in allen Höhenstufen gemacht werden, da die Methode des Absuchens der Wirte zu viele Fehler birgt; Nestuntersuchungen liegen aber nicht vor.

Sowohl in den Tallagen bis 1000 m wie auch in der subalpinen (und alpinen) Stufe konnten 11 Gattungen mit 14 (?) Arten auf den Wirten angetroffen werden: *Cyrtolaelaps minor*, *C. mucronatus*, *Eugamasus remberti*, *Eulaelaps stabularis*, *Euryparasitus emarginatus*, *Hyperlaelaps arvalis*, *Haemogamasus horridus*, *Hirstionyssus isabellinus*. *Laelaps clethrionomydis*, *L. hilaris*, *Macrocheles montanus*, *Parasitus* sp, und *Pygmephorus spinosus*.

Nur in tiefer liegenden Untersuchungsgebieten (vorwiegend Umgebung Innsbruck bis 1000 m) traten 14 Milbengattungen mit 19 (?) Arten auf: *Androlaelaps sardous*, *Eugamasus* sp., *E. lunulatus*, *Eviphis ostrinus*, *Haemogamasus hirsutosimilis*, *H. hirsutus*, *Hirstionyssus carnifex*, *H. musculi*, *Hypoaspis heselhausi*, *Laelaps agilis*, *L. muris*, *Macrocheles* sp., *M. muscaedomesticae*, *Myacarus arvicolae*, *Myonyssus rossicus*, *Ologamasus* sp., *Pachylaelaps furcifer*, *Poecilochirus necrophori* und *Veigaia nemorensis*.

Manche dieser Arten, die in dem Material aus der subalpinen und alpinen Stufe nicht vorkommen, sind aus anderen Gebieten der Alpen in diesen Höhenstufen gefunden worden, so z.B. *E. lunulatus* in den Schweizer Alpen bis 2600 m (SCHWEIZER 1949, 1961) oder *V. nemorensis* in Tirol (SCHMÖLZER 1962, JAHN 1960). Hier treten also methodische Lücken in der Aufsammlung zu Tage, verstärkt noch durch die Tatsache, dass manche dieser Arten eher zufällig auf den Kleinsäugern gefunden werden können (*M. muscaedomesticae* oder *P. necrophori* z.B.). Einzig die Arten, die eine enge Bindung an die Gattung *Apodemus* (*L. agilis*, *H. musculi*

und auch *H. hirsutosimilis)* aufweisen, könnten im Untersuchungsgebiet auf die unteren Höhenstufen beschränkt sein, da auch die *Apodemus*-Arten nur selten in die subalpine Stufe hinaufsteigen. MOHR (1938) fing vier *Apodemus sylvaticus* auf dem Patscherkofel bei Innsbruck (1900—1950 m), SCHÄFER (1935) berichtet von zwei *A. sylvaticus* aus Vent (Ötztal) aus 1893 m. *Hirstionyssus carnifex* ist sicher auch in den Nestern der alpinen Maulwürfe zu erwarten, im Kühtai kommt *T. europaea* bis ca. 2000 m vor, WETTSTEIN (1925) stellte Maulwürfe sogar noch in 2400 m fest.

Ausschliesslich in der subalpinen und alpinen Stufe konnten 8 Gattungen mit 9 Arten gefunden werden: *Haemogamasus nidiformis*, *Hirstionyssus eusoricis*, *H. tatricus*, *Macrocheles matrius* ssp. n. ?, *Myonyssus ingricus*, *Pergamasus* sp., *Poecilochirus necrophori*, *Proctolaelaps pygmaeus* und *Protomyobia claparedei*. Von diesen neun Arten sind nach der bisherigen Kenntnis der Verbreitung nur die zwei Arten *Haemogamasus nidiformis* und *Hirstionyssus tatricus* als ausgeprägte Gebirgsformen anzusprechen. Als eine dritte Art mit einem deutlichen Schwerpunkt in der subalpinen Stufe ist auch *Laelaps clethrionomydis* zu werten. Diese Art konnte in den Steiner Alpen (Jugoslawien) nur mehr vereinzelt festgestellt werden, was MRCIAK (1959) darauf zurückführt, dass diese Art „höchstwahrscheinlich in diesem Alpengebiet die Grenze ihres südwestlichen Areals in Europa erreicht".

Hirstionyssus tatricus wurde bisher nur in vier Ländern gefunden, (Tschechoslowakei, Jugoslawien, Bulgarien, und Schweden), in Mittel-und Osteuropa meist in grossen Höhen vergesellschaftet mit *Microtus nivalis*; in Schweden fehlt *Microtus nivalis*, als Wirte konnten *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus agrestis*, *Lemmus lemmus* und *Mustela minuta* entdeckt werden (EDLER 1968). MRCIAK (1959) hatte bereits darauf hingewiesen, dass *H. tatricus* vermutlich mit der Schneemaus in den Gebirgsgebieten des Karpatenbogens und des Alpensystems verbreitet sei. Aufgrund des Vorkommens in Schwedisch Lappland (EDLER op. cit) kann man vermuten, dass *H. tatricus* eine Art mit arktoalpiner Verbreitung darstellt.

Gleichfalls mit *Microtus nivalis* vergesellschaftet scheint *Haemogamasus nidiformis* zu sein. Die Art ist aus Bulgarien, der Tschechoslowakei und der USSR (MRCIAK 1959) vorwiegend aus Gebirgsgebieten bekannt, EDLER (1968) fand sie auf verschiedenen Kleinsäugern in Höhen zwischen 400 und 700 m. MRCIAK (op. cit.) zählt *H. nidiformis* zu den ausgesprochenen Gebirgsformen.

Die Schneemaus *Microtus nivalis* ist meines Wissens bisher als Wirt von 16 Milbenarten bekannt geworden: *Eulaelaps stabularis*, *Euryparasitus emarginatus*, *Haemogamasus nidi*, *H. nidiformis*, *H. bregetovae*, *H. hirsutus*, *Hirstionyssus isabellinus*, *H. tatricus*, *Hyperlaelaps arvalis*, *Laelaps hilaris*, *L. muris*, *Listrophorus leuckarti* Pagenstecher, *L. pagenstecheri* Haller, *Otonyssus* sp., *Poecilochirus necrophori* und *Dermacarus hypudaei* Koch (KAHMANN et HALBGEWACHS 1962;

MOHR 1938, 1954; MRCIAK 1959; MRCIAK et ROSICKY 1956). STRANDTMANN et WHARTON (1958) geben von *M. nivalis* nur eine Art an: *Laelaps hilaris* !

Folgende 7 Gattungen bzw. Arten, die im Laufe der Untersuchungen in Nordtirol auf *Microtus nivalis* gefunden werden konnten, dürften demnach neue Parasiten dieser Kleinsäuger-Art darstellen: *Cyrtolaelaps mucronatus*, *C. minor*, *Eugamasus remberti*, *Macrocheles montanus*, *Parasitus* sp., *Pergamasus* sp. und *Proctolaelaps pygmaeus*. Damit sind mindestens 23 Arten parasitischer Milben (exclusive Trombiculidae u. Ixodidae) auf der Schneemaus festgestellt.

ZUSAMMENFASSUNG

Zwischen Herbst 1966 und Sommer 1969 wurden in Nordtirol von 664 Kleinsäuger aus verschiedenen Höhenstufen (600 m—2600 m) ektoparasitische Milben (excl. Ixodoidea) abgesammelt. 46 Arten, z.T. neu für Tirol und für Österreich, werden berichtet, für zahlreiche Arten konnten ergänzende Angaben zu ihrer Verbreitung gegeben werden (z.B. für *Laelaps clethrionomydis*, *Myonyssus rossicus*, *Haemogamasus nidiformis*, *Hirstionyssus tatricus* und *H. eusoricis*). Veränderungen im Auftreten einzelner Arten mit steigender Meereshöhe und im Wechsel der Jahreszeiten werden aufgezeigt *Laelaps clethrionomydis*, *Haemogamasus nidiformis* und *Hirstionyssus tatricus* traten beinahe ausschliesslich in der subalpinen und alpinen Stufe auf. Die durchschnittliche Individuenzahl der Acari pro Wirt nahm gegen den Sommer ab, die Zahl der Arten auf einem Wirt stieg dagegen an. Wirt-Parasit-Beziehungen einiger Arten werden diskutiert.

RÉSUMÉ

De l'automne 1966 à l'été 1969 les ectoparasites (Acariens excl. Ixodoidea) de 664 micromammifères provenant du Tirol septentrional (altitudes de 600 m-2600 m), ont été examinés. 46 espèces, en grande partie nouvelles pour le Tirol et l'Autriche, sont traitées. De nouvelles indications sur leur répartition sont données (p.e. pour *Laelaps clethrionomydis*, *Myonyssus rossicus*, *Haemogamasus nidiformis*, *Hirstionyssus tatricus*, *H. eusoricis*). Des modifications dans la présence de différentes espèces en fonction de l'altitude et des saisons sont signalées: *Laelaps clethrionomydis*, *Haemogamasus nidiformis* et *Hirstionyssus tatricus* ont été trouvés exclusivement dans l'étage subalpin et alpin; le nombre moyen des individus d'acariens par hôte diminue vers l'été, alors que le nombre d'espèces par hôte augmente. Les relations hôte-parasite de quelques espèces sont discutées.

Summary

Between autumn 1966 and summer 1969 ectoparasitic Acari had been collected of small mammals of different altitudinal zones in the Tirol (Austria). 46 species, most of them new for the Tirol or Austria, are recorded, for several species additional information on their distribution can be given (e.g. for *Laelaps clethrionomydis*, *Myonyssus rossicus*, *Haemogamasus nidiformis*, *Hirstionyssus tatricus* and *H. eusoricis*). *Laelaps clethrionomydis*, *Haemogamasus nidiformis* and *Hirstionyssus tatricus* only were found in the subalpine and alpine zone. The average number of mites per host decreased during summer, the average number of mite species on one host increased. Host-parasite-relations of some species are discussed.

LITERATUR

Daniel, M. 1969. *Nests of small terricolous mammals as the environment of nidicolous ectoparasites.* Folia parasit. 16: 137—142.

Edler, A. 1968. *Ectoparasitic mites (Acarina: Parasitiformes) from small mammals from the Tärnasjö and Ammarnäs areas in Swedish Lapland.* Entom. Ts. 89: 269—277.

— 1969. *Ectoparasitic mites (Acarina) from small mammals in Central Sweden.* Entom. Ts. 90: 272—284.

Evans, G. O. 1957. *An introduction to the British Mesostigmata (Acarina) with keys to families and genera.* Linn. Soc. J. Zool. 93, Nr. 291: 203—259.

Feider, Z., L. Solomon und M. Hamar. 1965. *Contributie la studiul parasitofaunei acarienilor de pe mamiferele mici din Republica Socialista Romania.* Comun. Univ. "Al.I.Cuza" Jassy: 297—309.

Franz, H. 1954. *Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt*, Bd. I. Innsbruck, 664 S.

Jahn, E. 1960. *Ergebnisse von Bodentieruntersuchungen an der Wald- und Baumgrenze in Obergurgl.* Cbl. ges .Forstwesen 77: 26—21.

— 1967. *Ergebnisse bodenfaunistischer Untersuchungen an verschiedenen Lärchenstandorten Tirols.* Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 55: 59—79.

Kahmann, H., J. Halbgewachs, 1962. *Natürliche Feinde und Parasiten der Schneemaus Microtus nivalis (Martins), 1842.* Z. Säugetierk. 27: 117—120.

Karg, W. 1961. *Ökologische Untersuchungen an edaphischen Gamasiden (Acarina, Parasitiformes).* 1. Teil. Pedobiologia 1: 53—74.

Kepka, O. 1964. *Die Trombiculinae (Acari, Trombiculidae) in Österreich.* Z. Parasitenk. 23: 548—642.

Lehmann, E. v. 1969. *Über die Hautdrüsen der Schneemaus (Chionomys nivalis nivalis Martins, 1842).* Bonn. zool. Beitr. 20: 373—377.

MAHNERT, V. 1970. *Über Ento- und Ektoparasiten von Kleinsäugern der mittleren Ostalpen (Nordtirol)*. Diss. Phil. Fak. Univ. Innsbruck, 139 S.

— (im Druck): *Parasitologische Untersuchungen an alpinen Kleinsäugern: Ixodoidea (Acari)*. Mitt. Schweiz. ent. Ges.

MOHR, E. 1938. *Die Schneemaus in der Lebensgemeinschaft des Hochgebirges*. Z. Naturwiss. 92: 67—85.

— 1954. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer*. Jena, viii + 212 S.

MRCIAK, M. 1959. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Milben (Parasitiformes) vom Kleinsäugern aus dem Gebiet Bulgariens*. Prace brnenske zakladny CSAV: 31: 365—376.

— 1960. *Contribution à la connaissance des acariens de l'ordre Parasitiformes en Albanie*. Cesk. parasit. 7: 133—137.

— 1964. *Beschreibung eines Männchens von Hirstionyssus tatricus MRCIAK 1958 (Acar: Liponyssidae)*. Biologia 19: 59—62 (tschech., dtsch. Zus.)

— und T. BRANDER. 1965. *Beitrag zur Kenntnis der Milben (Acarina) einiger Säugetiere in Finnland*. Lounais-Hämeen Luonto 17: 3—13.

— M. DANIEL und B. ROSICKY. 1966. *Parasites and nest inhabitants of small mammals in the western Carpathians. I. Mites of the superfamily Gamasoidea (Parasitiformes)*. Acta F. R. N. Univ. Comen., Zool. 13: 81—116.

— und E. S. NYHOLM. 1967. *Beitrag zur Kenntnis der Milben der Familien Spinturnicidae im Gebiet von Rautalampi (Finnland)*. Lounais-Hämeen Luonto 25: 12—13.

— und B. ROSICKY. 1956. *Beiträge zur Fauna der Ordnung Parasitiformes (REUTER) ZACHVATKIN aus dem Gebiet der CSR*. Zool. listy 19 (N.F. 5): 143—148 (tschech., dtsch. Zus.)

— und D. TOVORNIK. 1966. *A contribution to the fauna of mites (Acari) from the territory of Slovenia (Yugoslavia)*. Acta F.R.N. Univ. Comen., Zool. 13: 117—139.

RADOVSKY, F. J. 1967. *The Macronyssidae und Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats*. Univ. California Publ. Entom. 46: viii + 288 S.

SAMSINAK, K. 1957. *Einige ökologische Bemerkungen über die mit Säugetieren lebenden Milben der Überfamilie Tyroglyphoidea*. Acta Soc. zool. bohem. 21: 93—94 (tschech., dtsch. Zus.).

SCHÄFER, H. 1935. *Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna Tirols*. Z. Säugetierk. 10: 154—155.

SCHMÖLZER, K. 1962. *Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung*. Mitt. zool. Mus. Berlin 38: 171—400.

SCHWEIZER, J. 1949. *Die Landmilben des Schweizer Nationalparkes. 1. Teil: Parasitiformes REUTER 1909*. Erg. wiss. Unters. SNP, 2 (N.F.), 21: 99 S.

— 1961. *Die Landmilben der Schweiz (Mittelland, Jura und Alpen). Parasitiformes* REUTER. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 84: 207 S.

STRANDTMANN, R.W. und G.W. WHARTON. 1958. *A manual of mesostigmatid mites parasitic on vertebrates*. Inst. Acarol. Contrib. 4: 330 S.

WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. 1925. *Beiträge zur Säugetierkunde Europas* I. Arch. Naturgsch., Abt. A, 91: 139—163.

WILLMANN, C. 1951. *Untersuchungen über die terrestrische Milbenfauna im pannonischen Klimagebiet Österreichs*. SB. öst. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl., Abt. I., 160: 91—176.

VILLMANN, C. 1952. *Parasitische Milben an Kleinsäugern.* Z. Parasitenk. 15: 392—428
— 1953. *Neue Milben aus den östlichen Alpen.* SB. öst. Akad. Wiss. Wien. math. —nat. Kl., Abt. I., 162: 449—519.

ANSCHRIFT des Verfassers: Dr. Volker MAHNERT, Muséum d'Histoire naturelle, Département des Vertébrés inférieurs, route de Malagnou, CH-1211 Genève 6.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 54: 937-1006 — Décembre 1971

Scaphidiidae von Ceylon (Coleoptera)

von

Ivan LÖBL
Muséum d'histoire naturelle, Genève

Mit 83 Abbildungen

Die ersten singhalesischen *Scaphidiidae* wurden gegen die Mitte des vorigen Jahrhunderts von J. NIETNER gesammelt und später von MOTSCHULSKY (1859, 1863) und von PIC (1915, 1920) beschrieben. Leider ist nur von einem Teil dieses wertvollen Materials die genaue Provenienz bekannt, jene von NIETNER erbeutete Tiere, die heute die Fundortangabe „Ceylon" tragen (aufbewahrt im Mus. Berlin und Paris), dürften nach seinem eigenen Bericht (1859) wahrscheinlich entweder aus der Umgebung von Colombo oder von Nuwara Eliya stammen. Eine dieser Arten, *Scaphidium saucineum* Motsch., wurde in einem Exemplar auch von der österreichischen Expedition „Fregatte Novara" gefunden. In den folgenden Jahrzehnten wurde sehr wenig zur Kenntnis der *Scaphidiidae* von Ceylon beigetragen. Von November 1881 bis Januar 1882 sammelte G. LEWIS mehrere Belege, darunter eine Art, die von ACHARD (1921) beschrieben wurde. Im Jahre 1892 fand E. SIMON, im 1908 G. E. BRYANT je eine weitere Art, die ebenfalls ACHARD (1921 und 1924) beschrieb. Die letztere, *Scaphidiolum hexaspilotum* Achard, war zwar schon von NIETNER entdeckt geworden, sie blieb aber, ebenso wie mehrere Belege der Sammlung Lewis und einzelne Exemplare, die von A. HUMBERT und E. SIMON gesammelt wurden, bis heute unbestimmt oder nicht richtig bestimmt.

Insgesamt wurden von Ceylon 2 Arten der Gattung *Scaphidium* Ol. mit je einer Form, 1 Art der Gattung *Scaphidiolum* Achard, 3 Arten der Gattung

Zugleich Report No. 21 der Lund-Universität Ceylon Expedition 1962.

Scaphisoma Leach, je 1 Art der Gattungen *Scaphicoma* Motsch. und *Scutotoxidium* Pic und 2 Arten der Gattung *Lepteroscapha* Achard (eine von ihnen fällt in Synonymie) beschrieben. Nur bei zwei dieser Arten, *Scaphidium saucineum* Motsch. und *nigromaculatum* Reitt., gibt es in der Literatur ausser den Originalangaben weitere Meldungen. Von *Scaphidium nigromaculatum* Reitt., dessen einziges Typus-Exemplar (von der Sammlung Schaum) auch von Nietner's Ausbeuten stammen dürfte, und von *Scutotoxidium nigrolineatum* Pic ist nicht einmal die typische Lokalität bekannt.

In der neuesten Zeit brachten zwei Ceylon-Expeditionen wichtiges Material, dessen Studium unsere Kenntnisse über die *Scaphidiidae* dieser Insel wesentlich ergänzent. Die Lund-Expedition, an der die Herren P. Brinck, H. Andersson und L. Cederholm teilgenomen haben, erbeutete von 3. Januar bis 30. März 1962 13 Arten in 33 Exemplaren, davon 10 noch nicht beschriebene Arten. Während der Genfer Expedition, organisiert von Herrn R. Mussard [1] hatte Herr C. Besuchet und der Verfasser dieser Arbeit von 12. Januar bis 18 Februar 1970 40 Arten in 732 Exemplaren gesammelt.

An dieser Stelle möchte ich mich nochmals für die Leihsendungen der Typen, des historischen sowie unbestimmten Materials den folgenden Kollegen herzlichst danken: Frau A. Bons (Paris) und Frau S. I. Kelejnikowa (Moskau), den Herren P. Brinck (Lund), P. M. Hammond (London), R. Hertel (Dresden), F. Hieke (Berlin), F. Janczyk (Wien), J. Jelínek (Praha) und B. Petersen (Kobenhavn). Besonders zum Dank verpflichtet fühle ich mich gegenüber Herrn R. Mussard (Genf) sowie der Direktion unseres Museums für die grosszügige Unterstützung, die die Reise nach Ceylon ermöglichte.

Die Zahl von nun 44 bekannten Arten, die unter den 867 untersuchten Scaphidiiden von Ceylon festgestellt wurde, ist sicher nicht definitiv. Auch abgesehen von den intensiv kultivierten Gebieten mit weitgehend vernichteter ursprünglicher Natur, wie grosse Teile der Provinzen Western, Central, Sabaragamuwa, der Distrikten Puttalam, Batticaloa, Galle gibt es wenige Lokalitäten, von welchen *Scaphidiidae* bekannt sind (Abb. 1). Es ist zu bedenken, dass 14 Arten nur auf einer Stelle, von ihnen 7 in einem einzigen Exemplar gefunden worden sind. Diese Tatsachen, mit Rücksicht auf die Vielfalt der ökologischen Bedingungen lassen vermuten, dass nur ein Teil der tatsächlichen Scaphidiiden-Fauna Ceylons bekannt geworden ist.

Zur Zoogeographie kann wegen der ungenügender Kenntnis der tropischen *Scaphidiidae* kaum etwas, zur Ökologie nur wenig gesagt werden. Es handelt sich bekanntlich um mycetobionte, geflügelte, sehr vagile Arten. So konnte, zum Beispiel, beobachtet werden, dass die bunt gefärbten *Scaphidium*- und *Scaphisoma*-Arten viel beweglicher und viel mehr zum Fliegen bereit sind als die übrigen

[1] Ein Bericht über diese Reise wird Herr C. Besuchet in der Rev. suisse Zool. 1972 veröffentlichen.

nfärbigen *Scaphisomini* und die *Toxidiini*. Die ersteren sind in der Regel an olyporaceaen, die an Strünken, Stämmen oder toten Ästen, seltener unter deren inde, wachsen, anzutreffen. Gesiebt wurden sie dort, wo viele von Pilzen befallene ruchstücke von Ästen am Boden lagen. Bei geringster Störung verlassen sie

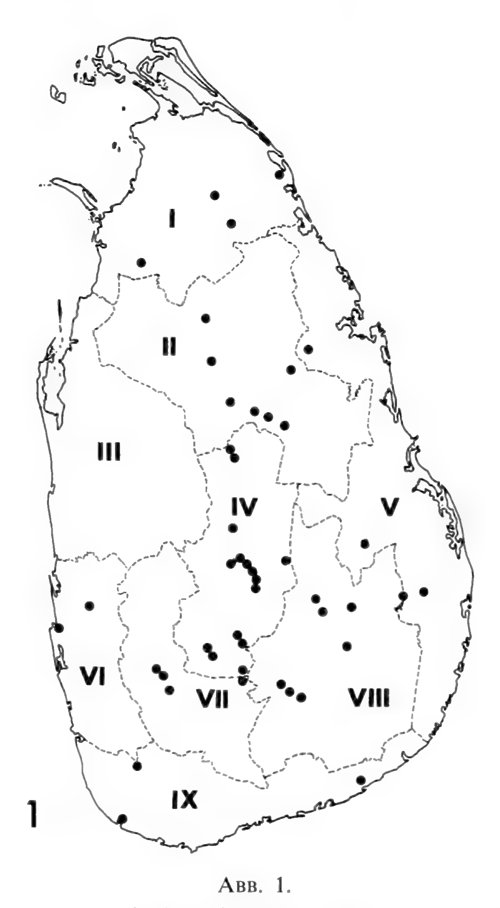


ABB. 1.

Ceylon mit den Provinzen.

: Northern. II: North Central. III: North Western. IV: Central. V: Eastern. VI: Western. 'II: Sabaragamuwa. VIII: Uva. IX: Southern. Fundorte der *Scaphidiidae* durch Punkte markiert.

ehr schnell ihren Standort, meistens durch Abflug. Die Arten *Scaphidium aucineum* und *hexaspilotum* fliegen wie Dipteren. Zu den bunten Arten gehört uch die einzige Art bei der eine grosse Verbreitung nachgewiesen wurde, nämlich *Scaphisoma nigrofasciatum*. Die einfärbigen *Scaphisomini* und die *Toxidiini* leben ;ewöhnlich im faulenden Laub, morschen Holz oder unter Rinde, nur ausnahme-veise wurden sie frei an Pilzen beobachtet. Sie bewegen sich langsamer, besonders lie Arten der Gattung *Eubaeocera*, und die Flug-Reaktion tritt viel später ein.

Nur eine von diesen Arten wurde sowohl im nördlicheren als auch im südliche
Teil der Insel festgestellt.

Scaphidiini Casey
Scaphidium Olivier

Scaphidium Olivier, 1790, 20: 4. Typus-Art: *Scaphidium quadrimaculatum* Olivier, 179

Drei Arten sind von Ceylon bekannt.

1 Grundfärbung dunkelbraun bis schwarz, Halsschild einfärbig, Flügeldecken mit zwei grossen braunen oder rötlichbraunen Flecken. Stirn zwischen den Augen breit. Seitenrand des Halsschildes leicht abgerundet. Beine kurz. ♂: Metasternum kahl. Unterseite der Vorderschenkel im basalen Drittel mit einem winzigen Zähnchen . *saucineum* Motsch.

— Gründfärbung hell oder rötlichbraun. Beine lang 2

2 Halschild mit vier dunklen Flecken (forma typica) oder mit einem dunklen länglichen Streifen (ab. *effigiatum* Achard). Flügeldecken mit vier grossen dunklen Flecken, einem basalen, zwei mittleren und einem apikalen. Augen sehr gross, Stirn zwischen ihnen stark verengt. ♂ nicht bekannt . . . . *nigromaculatum* Reitt.

— Halsschild einfärbig. Flügeldecken mit zwei oder einem mittleren kleinen dunklen Fleck und einem dunklen schmalen apikalen queren Streifen, manchmal mur mit apikalen Streifen oder einfärbig. Stirn zwischen den Augen breiter als bei *nigromaculatum*, jedoch eng. Seitenrand des Halsschildes konvex. ♂: Metasternum im medialen Teil behaart. Unterseite der Vorderschenkel im medialen Drittel mit einem winzigen Zähnchen . . . . *hexaspilotum* (Achard)

Scaphidium saucineum Motschulsky

Scaphidium saucineum Motschulsky, 1859: 94. Lectotypus ♀: Nuwara Eliya/Ceylo (Mus. Moskau).

Scaphidium saucineum var. *reductum* Pic, 1920: 23. Holotypus ♀: Ceylon (Mus. Paris syn. n.

Die Grösse und der Farbton der Flecken auf den Flügeldecken variert vo einem Individuum zum anderen. Man kann deshalb die Form *reductum* Pi dessen einziger Typus etwas grössere Flecken als die meisten untersuchte Exemplare hat, nicht aufrechterhalten.

Untersuchtes Material: **Central:** Nuwara Eliya, 3 Ex. (Lectotypus un Paralectotypen) (Nietner); Hasalaka bei Weragamtota, etwa 250 m, 11 Ex. a einem verpilzten Strunk (Exp. Genf); Dikoya, 3800—4200 ft., 5 Ex. (Lewis

Ceylon" 1 Ex. (Felder); „Ceylon" 6 Ex. (Nietner); „Ceylon" 30 Ex. (Lewis); Ceylon" 9 Ex.

Scaphidium nigromaculatum Reitter

caphidium nigromaculatum REITTER, 1880: 170. Holotypus ♀: Ceylon (Mus. Berlin). *Scaphidium nigromaculatum* var. *effigiatum* ACHARD, 1922: 261. Holotypus ♀: Dikoya/Ceylon (Mus. London).

Untersuchtes Material: „Ceylon" 1 Ex. (Holotypus); **Central:** Dikoya, 800—4200 ft, 1 Ex. (Lewis) (Holotypus von *effigigiatum*).

Scaphidium hexaspilotum (Achard), comb. n.

caphidiolum hexaspilotum ACHARD, 1924: 152. Holotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. (London).

Die Grösse der Augen bei der Gattung *Scaphidium* ist bei verschiedenen rten bisweilen sehr unterschiedlich. Man kann nicht dieses Merkmal allein ür die Trennung der *Scaphidiolum*-Arten, wie im Falle von *hexaspilotum*, verenden.

Untersuchtes Material: **North Central:** Medawachchiya, etwa 3 km nördch der Stadt, 1 Ex. gesiebt im Wald (Exp. Genf); Mihintale, 1 Ex. gesiebt im Vald am Fusse der Hügeln (Exp. Genf); **Central:** Kandy, 1 Ex. (Bryant) Holotypus). **Eastern:** 10 km östlich von Inginiyagala, 2 Ex. unter der Rinde ines Strunkes am Rande der Reisfelder (Exp. Genf). „Ceylon", 6 Ex. (Nietner).

Cypariini Achard
Cyparium Erichson

yparium ERICHSON, 1845: 3. Typus-Art: *Cyparium palliatum* Erichson, 1845. *Baeocera* ERICHSON, 1845: 4. Typus-Art: *Scaphidium concolor* Fabricius, 1801.

Cyparium sp. indet.

Die in Ceylon festgestellte Art stimmt in der Körperform, Grösse, Ausildung der Fühler, der Beine und durch die Färbung weitgehend mit *semirufum* 'ic und *testaceum* Pic überein. Die Punktierung der Flügeldecken ist sehr ähnlich ener von *testaceum*, das Metasternum ist wie bei *semirufum* zwischen den Hinterhüften stark eingedrückt, sein Apikalrand ist in der Mitte aber wie bei *estaceum* sehr seicht ausgerandet, die Seiten des 1. freiliegenden Sternits sind in wenig feiner als bei *testaceum*, merklich gröber als bei *semirufum* punktiert.

Untersuchtes Material: **North Central:** Yan Oya, etwa 38,6 km westlich on Trincomalee, 1 ♀ unter Rinde. (Exp. Lund).

Scaphisomini Casey

In Ceylon durch zwei Artenreiche und kosmopolitisch verbreitete Gattunge vertreten: *Eubaeocera* Cornell und *Scaphisoma* Leach.

Bemerkung: Die Länge der einzelnen Arten die hierher gehören und de Arten der Tribus *Toxidiini* wurde von der Mitte der Halsschildvorderrandes zur inneren apikalen Winkel der Flügeldecken gemessen. Bei diesen Triben wurd nur die Färbung des Halsschildes und der Flügeldecken als taxonomisch wichti befunden und beschrieben. Die Länge der Nahtstreifen der Flügeldecken ist be Dorsalansicht zu messen. Die Dichte der Punktierung der Flügeldecken is falls nicht anders bemerkt wird, im mittleren Teil zu beobachten.

1 Fühlerglied 3 schlank, distalwärts kaum oder leicht erweitert, mehr ode weniger symmetrisch . . . . *Eubaeocera* Corne

— Fühlerglied 3 kurz, flach, distalwärts stark erweitert, mehr oder wenige dreieckig, asymmetrisch . . . . *Scaphisoma* Leac

Eubaeocera Cornell

Eubaeocera Cornell, 1967: 2. Typus-Art: *Baeocera abdominalis* Casey, 1900. *Baeocer* auct., nec Erichson, 1845.

Von dieser Gattung sind 11 Arten in Ceylon nachgewiesen worden, davo bleibt eine unbestimmbar, da sie nur in ♀♀ vorliegt. Nach der Form des Aedoeagu ist es möglich die übrigen in vier Gruppen aufzutelen. Drei Gruppen habe gemeinsam den medianen Lobus und die Parameren symmetrisch, der, wenigsten bei Lateralansicht, deutlich abgesetzte distale Teil des medianen Lobus ist ein mehr oder weniger verjüngte, verflachte und gebogene Verlängerung des basale Sackes, er ist an der Dorsalseite schwächer Sklerotisiert und hat einen breite Austrittsspalt für den Innensack:

1. Parameren stark erweitert. Innensack einfach, ohne besondere, skleroti sierte Armatur (*mussardi* sp. n).

2. Parameren schlank. Innensack mit einem schlanken, ziemlich starke Sklerit (Flagellum), eventuell mit weiteren kleineren Skleriten oder stärke sklerotisierten Zonen (*brevicornis* sp. n. und *serendibensis* sp. n.).

3. Parameren ebenfalls schlank, hinten, an der Innenseite, meistens deutlic schwächer sklerotisiert. Innensack mit kompliziert gebildeten Skleriten, di einerseits mit dem von dem foramen mediale (basal orifice) herkommende Ductus ejaculatorius verbunden sind, anderseits in einen (oder zwei) langen

schlanken Schlauch übergehen. Dieser ragt aus dem medianen Lobus, bei manchen Arten ist er überwiegend freiliegend und hat daher bei jedem Exemplar eine abweichende Lage (*lenta* sp. n., *frigida* sp. n., *pigra* sp. n., *longicornis* sp. n., *ceylonensis* sp. n. — und offenbar auch die unbestimmt gebliebene Art).

4. Einen ganz anderen Typus von Aedoeagus weisen zwei, mit *inaequicornis* (Champion)[1] verwandte Arten (*monstrosa* sp. n. und *paradoxa* sp. n.) aus. Medianer Lobus ist asymmetrisch, sein distaler Teil in zwei ungleiche, völlig getrennte Lamellen gespalten, die ventrale davon sehr stark sklerotisiert. Parameren ebenfalls asymmetrisch, die rechte ist einfach und schlanker, die linke erweitert, mit Apophyse versehen oder am distalen Rand unregelmässig ausgeschnitten.

1 Tarsen sehr kurz, jene der Hinterbeine zusammen (ohne den Klauen) so lang wie die Hälfte der zugehörigen Tibien. Met-Epimeren mit einigen Punkten. Nahtstreifen der Flügeldecken kurz, in der Nähe des Halsschildlappen endend. Robuste Art, 1,75—1,9 mm lang . *mussardi* sp. n.

— Tarsen länger, jene der Hinterbeine zusammen (ohne den Klauen) deutlich länger als die Hälfte der Länge der zugehörigen Tibien. Met-Epimeren glatt 2

2 Propygidium völlig oder zum grössten Teil von den Flügeldecken überdeckt. Kleinere, höchstens 1,7 mm lange Arten 3

— Propygidium ganz freiliegend. Robuste Arten, länger als 1,8 mm. Met-Episterna sehr breit 10

3 Nahtstreifen der Flügeldecken verlaufen vorne bis nach aussen und sind mit den Seitenstreifen verbunden 4

— Nahtstreifen der Flügeldecken vorne verkürzt, nicht mit den Seitenstreifen verbunden 7

4 Fühler mässig bis ausgesprochen lang, das 8. Glied 3—4 mal länger als an der breitesten Stelle breit 5

— Fühler kurz, das 8. Glied kaum doppelt so lang wie breit. Das 1. freiliegende Sternit mit länglichen postcoxalen Runzeln, die gegen die Mitte der Sternitlänge reichen . . . . *brevicornis* sp. n.

5 Das 1. freiliegende Sternit hinter der postcoxalen Reihe von länglichen Punkten oder Runzeln grob punktiert 6

— Das 1. freiliegende Sternit abgesehen von der postcoxalen Reihe länglicher Punkte sehr spärlich und sehr fein, nicht gröber als der Halsschild punktiert . . . . *longicornis* sp. n.

6 Fühlerglied 5 deutlich mehr als doppelt so lang wie das 3. Glied. Mes-Epimeren kurz, um $\frac{1}{3}$ länger als die Distanz zwischen ihnen und den

[1] *Baeocera inaequicornis* Champion, 1927: 274; Holotypus ♂: W. Almora, Kumaon (Brit. Mus.) gehört in die Gattung *Eubaeocera* Cornell — *comb. n.*

Mittelhüften. Pygidium am Apikalrand konkav. Tibien III 1,3 mal länger als die zugehörigen Tarsen (ohne den Klauen). Länge 1,7 mm . . . . *serendibensis* sp. n.
— Fühlerglied 5 merklich weniger als doppelt so lang wie das 3. Glied. Mes-Epimeren länger, beinahe doppelt so lang wie die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Pygidium gerade abgestuzt. Tibien III 1,1—1,2 mal länger als die zugehörigen Tarsen (ohne den Klauen). Länge höchstens 1,5 mm . . . . *pigra* sp. n.
7 Färbung schwarz. Flügeldecken im mittleren Teil ähnlich punktiert wie im apikalen Drittel. Länge mindestens 1,2 mm 8
— Färbung rötlichbraun. Flügeldecken im mittleren Teil viel gröber punktiert als im apikalen Drittel. Länge höchstens 1,2 mm *ceylonensis* sp. n.
8 Flügeldecken fein punktiert, Nahtstreifen enden in der unmittelbaren Nähe des Halsschildlappens 9
— Flügeldecken grob punktiert, Nahtstreifen vorne sehr seicht, jedoch bis etwa die Mitte der Basalbreite der Flügeldecken reichend . . *lenta* sp. n.
9 Flügeldecken viel gröber punktiert als der Halsschild, Nahtstreifen vorne nicht oder nut etwas nach aussen gebogen . . . . . *frigida* sp. n.
— Flügeldecken ein wenig gröber punktiert als der Halsschild, Nahtstreifen vorne deutlich nach aussen gebogen . . . . sp. indet. A
10 Pygidium auffallend grob punktiert. Nahtstreifen der Flügeldecken vorne nicht mit den Seitenstreifen verbunden. Mes-Epimeren 3 mal länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Das 1.—4. freiliegende Sternit ohne apikalen Saum . . . . . *monstrosa* sp. n.
— Pygidium fein punktiert. Nahtstreifen der Flügeldecken vorne mit den Seitenstreifen verbunden. Mes-Epimeren 6 mal länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Das 1.—4. freiliegende Sternit mit hellem, mikroskulptierten apikalen Saum versehen . *paradoxa* sp. n.

Eubaeocera mussardi sp. n.

Holotypus ♂: Alut Oya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,75—1,9 mm. Schwarz. Endglied der Kiefertaster viel länger und in der basalen Hälfte nur ein wenig schmäler als das vorhergehende. Fühler lang, Glieder 3—6 etwa gleich breit; das 4. Glied 1,2—1,4 mal länger als das 3.; das 5. ein wenig länger, das 6. ein wenig kürzer als das 4.; 7. Glied in der Regel kürzer, manchmal bis so lang wie das 5.; das 8. Glied viel schmäler als das 7. oder 9., ebenso lang wie das 3., 3 mal länger als breit; 11. ovalförmig, deutlich länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und sehr fein, bei × 20 Vergrössung sichtbar punktiert; Basallappen abgerundet, das Scutellum völlig überdeckend.

'lügeldecken etwa so lang wie zusammen breit; Seitenrand sehr leicht abgerundet, ı der proximalen Hälfte etwas, dahinter stärker apikalwärts verjüngt; Apikalrand bgerundet; apikaler Innenwinkel liegt weit hinter den Niveau der Aussenwinkel; Jahtgegend leicht erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, werden eichter und enden seitlich des Halsschildlappens; Punktierung vorne ähnlich, onst viel gröber als jene des Halsschildes, jedoch relativ fein, regelmässig, die inzelne Punkte sind ziemlich tief, die Entfernungen zwischen ihnen sind in der tegel etwa 3 mal grösser als ihre Durchmesser. Pygidium ähnlich fein, gegen der 3asis zu dichter als der Halsschild punktiert. Mesosternum zwischen den medialen ,ängsfurchen etwas gewölbt, beiderseits mit einer Punktreihe. Mes-Epimeren lein, nur ein wenig länger als die Hälfte der Distanz zwischen ihnen und den Aittelhüften. Metasternum in der Mitte glatt, vor der meta-mesosternalen Naht, wischen den Hinterhüften und zwischen den Hinter- und Mittelhüften ein wenig röber als die Flügeldecken, an den Seiten länglich und viel gröber als die Flügel-ecken punktiert. Met-Episterna breit, relativ stark gewölbt, proximalwärts eicht verjüngt, innere Naht seicht und sehr dicht punktiert. Met-Epimeren mit inigen Punkte versehen. Das 1. freiliegende Sternit spärlich und grob, gröber als ie Flügeldecken punktiert, die Punktierung an den Seiten ist länglich, gröber als n mittleren Drittel, auch noch ein wenig gröber als jene der Seiten des Meta-ternums. Tibien III doppelt so lang wie die zugehörigen sehr kurzen Tarsen.

♂: Apikalrand des Pygidium breit, gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der 'orderbeine mässig erweitert.

Aedoeagus (Abb. 2 und 3) stark sklerotisiert, 0,60—0,65 mm lang. Distalteil es medianen Lobus stark ventralwärts gebogen, gegen die Basalkapsel fast enkrecht stehend, distalwärts allmählich verjüngt, am Ende umgebogen; Ventral-'and konvex, Dorsalseite leicht konkav oder gerade. Parameren sehr breit, ein 'enig hinter die Spitze des medianen Lobus reichend, bei Lateralansicht gegen ie Mitte zu dorsalwärts stark erweitert, dahinter etwa gleichmässig breit. Bei)orsalansicht Parameren viel schlanker, leicht gebogen, der Innen- und Aussen-and ebenfalls nicht regelmässig. Innensack ohne besondere Skleriten, einfach, apselförmig, im proximalen Teil mit einem sehr feinen, gebogenen Tubus Dorsalansicht) und einem stärker sklerotisierten, schräg dorsalwärts gerichteten, urzen schlauchförmigen Abschnitt. Distalwärts ist der Innensack stärker skleroti-iert und verjüngt, mit einer sehr schlanken, vorragenden, aber nicht aus dem ıedianen Lobus ragenden Röhre, die wahrscheinlich mit dem terminalen Teil des)uctus ejaculatorius identisch ist.

Untersuchtes Material: **Northern:** etwa 3,2 km nord-ost von Puliyan Kulam, ♀♀ gesiebt im Wald. **North Central:** Alut Oya, 2 ♂♂ (Holotypus) gesiebt im Vald unter feuchtem Laub; Mihintale, 1 ♂ und 3 ♀♀ gesiebt im Wald am Fuss er Hügeln; Medawachchiya, 2 ♂♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald etwa 3 km nördlich er Stadt; Ambagaswewa, 2 ♀♀ gesiebt im Wald. **Central:** Mululla, 750 m, 3 ♂♂

und 2 ♀♀ gesiebt im Wald über dem Dorf; Hasalaka bei Weragamtota, etw 250 m, 1 ♀ gesiebt im Wald. **Eastern:** Kantalai, 1 ♀ gesiebt im Wald in der Näh des Resthouse. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera serendibensis sp. n.

Holotypus ♂: Mululla/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,7 mm. Schwarz, Halsschild an der Basis, Flügeldecken an der Basis am Apex und deren Nahtgegend schwarzbraun bis dunkelbraun. Endglied de Kiefertaster deutlich kürzer und schlanker als das 3. Glied. Fühler lang, Gliede 3—6 gleich schlank; das 4. Glied, 1,65 bis 1,7 mal länger als das 3.; das 5. un ¼ länger als das 4., um 2,2 mal länger als das 3.; das 6. fast doppelt so lang wi das 3.; das 7. mässig stark erweitert, etwas kürzer bis so lang wie das 5.; das 8 schlank, so lang oder etwas länger als das 4., gut 3 mal länger als breit; 11. Glie so lang wie das 5., deutlich länger als das vorhergehende, ovalförmig. Halsschil ähnlich fein, etwas dichter als bei *mussardi* punktiert, Basallappen klein, ab gerundet, das Scutellum völlig überdeckend. Flügeldecken ebenso lang wi zusammen breit; Seitenrand fast gerade, die proximalen $^2/_5$ ein wenig, dahinte stärker apikalwärts verjüngt; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel lieg im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend im proximalen Drittel flach, dahinte erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, werden seichter, verlaufe parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken bis an die Seiten, wo sie mit de Seitenstreifen verbunden sind; Punktierung vorne fast ausgelöscht, sehr fein un sehr spärlich, sonst deutlich gröber und dichter als bei *mussardi*, die Entfernunge zwischen den einzelnen Punkte sind in der Regel etwa doppelt so gross wie ihr Durchmesser. Pygidium spärlich, etwa so fein wie der Halsschild punktiert Mesosternum im mittleren Teil mit zwei, durch eine Furche getrennte Längs kielchen, daneben mit einigen mässig grossen Punkten versehen. Mes-Epimere etwa um ⅓ länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften Metasternum im mittleren Teil in einer V-förmigen Zone grob und sehr dicht sonst nur sehr fein punktiert. Die Seiten des Metasternums etwas länglich, grol und dicht punktiert, die einzelne Punkte sind oft so gross oder grösser als di Entfernungen zwischen ihnen und sie sind auch ein wenig gröber und viel dichte als jene von *mussardi*. Met-Episterna mässig breit, proximalwärts deutlich ver jüngt, Innenrand gerade, innere Naht tief und dicht punktiert. Das 1. freiliegend Sternit im medialen Drittel spärlich und ziemlich fein punktiert; basale, post coxale Längsfurchenreihe ¼ der Segmentlänge einnehmend, dahinter ist di Punktierung grob, jedoch feiner als jene der Seiten des Metasternums. Tibien II etwa 1,3 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

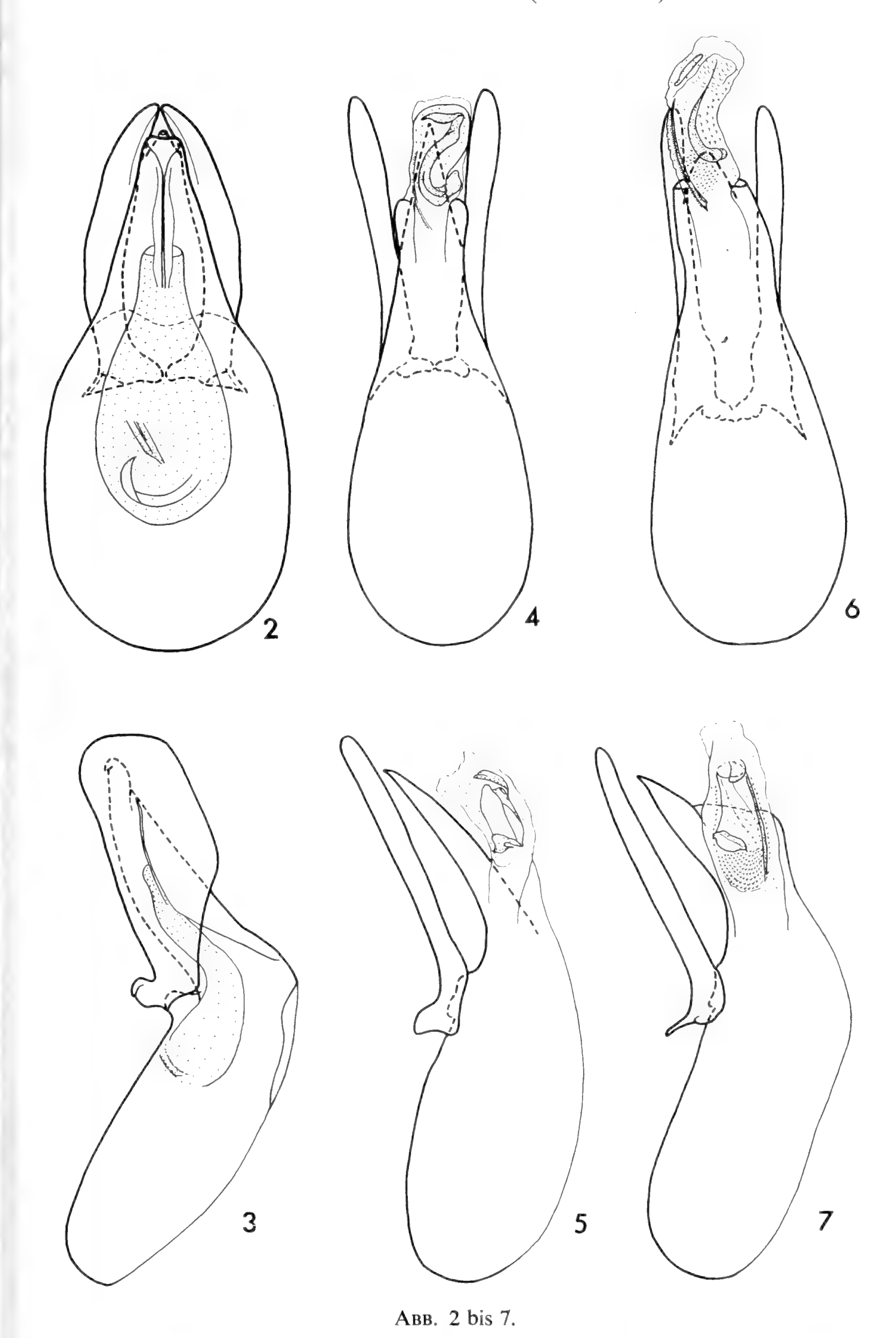


ABB. 2 bis 7.

Aedoeagi von *Eubaeocera*.

2. *mussardi* sp. n. Alut Oya, Dorsalansicht; 3. id. Lateralansicht; 4. *serendibensis* sp. n., Mululla, Doralansicht; 5. id. Lateralansicht; 6. *brevicornis* sp. n., Palatupana, Dorsalansicht; 7. id. Lateralansicht.

♂: Apikalrand des Pygidiums konkav. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine deutlich erweitert.

Aedoeagus (Abb. 4 und 5) ziemlich stark sklerotisiert, 0,45—0,47 mm lang. Distalteil des medialen Lobus lang und schlank, apikalwärts allmählich verjüngt, am Ende zugespitzt, ventralwärts mässig stark gebogen, Ventralwand gegen die Basis konkav, sonst fast gerade. Parameren schlank, ein wenig hinter die Spitze des medianen Lobus ragend, bei Lateralansicht abgesehen von der Basis überall fast gleich breit, bei Dorsalansicht leicht divergierend, im mittleren Teil deutlich verjüngt. Innensack mit einem stark sklerotisierten, schlanken und gekrümmten Sklerit (leider bei den vorliegenden ♂♂ ausgestülpt).

Untersuchtes Material: **Northern:** Mullaittivu, 6,4—8 km südwestlich des Dorfes, 1 ♂ gesiebt im Wald; Madhu Road, 1 ♀ gesiebt im Wald. **Central:** Mululla, 750 m, über dem Dorf, 1 ♂ (Holotypus) gesiebt im Wald. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera brevicornis sp. n.

Holotypus ♂: Palatupana/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,5—1,7 mm. Färbung schwarz, Flügeldecken im apikalen Viertel bis Hälfte dunkel rötlichbraun. Endglied der Kiefertaster ein wenig länger und bedeutend schlanker als das 3. Glied. Fühler ausgesprochen kurz, Glieder 3—6 etwa gleich schlank; das 4. Glied 1,3—1,4 mal länger als das 3. und ebenso lang wie das 6.; das 5. doppelt so lang wie das 3.; das 7. so lang wie das 5.; 8. Glied deutlich breiter und etwas kürzer als das 6., kaum doppelt so lang wie breit; 11. Glied merklich länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich, feiner als bei *serendibensis* punktiert, Basallappen ein wenig schmäler und länger als bei *serendibensis*, das Scutellum völlig überdeckend. Flügeldecken zusammen ein wenig breiter als lang; Seitenrand abgerundet, apikalwärts mässig stark verjüngt; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst etwas erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, werden viel seichter, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken bis an die Seiten, wo sie mit den Seitenstreifen verbunden sind; Punktierung im proximalen Viertel spärlich und ähnlich fein wie jene des Halsschildes, dahinter viel dichter und gröber, jedoch deutlich feiner als bei *serendibensis*, die Entfernungen zwischen den einzelnen Punkte sind in der Regel etwa 3 mal grösser als ihre Durchmesser. Pygidium an der Basis dicht und mässig fein, gröber als der Halsschild, apikalwärts allmählich feiner punktiert. Mesosternum im mittleren Teil ohne Längsfurchen. Mes-Epimeren etwa so lang wie die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Metasternum im distalen Teil des medialen Drittels dicht, etwa so grob wie die Flügeldecken, zwischen den Mittel- und Hinterhüften spärlicher, im mittleren Teil ausgesprochen spärlich

und fein punktiert; Punktierung der Seiten des Metasternums grob und ziemlich spärlich, feiner als bei *serendibensis*, die einzelne Punkte sind dort stark verlängert, Met-Episterna ziemlich breit, proximalwärts leicht verjüngt, Innenrand etwas konkav, die innere Naht fein punktiert. Das 1. freiliegende Sternit im mittleren Drittel und im apikalen Teil spärlich bis mässig dicht, feiner als die Flügeldecken punktiert; die proximale Hälfte, ausser der Mitte, runzelig. Die läglichen Runzeln sind dort durch extreme Verlängerung und durch Zusammenfliessen der basalen Punktreihe mit den dahinter liegenden Punkte entstanden. Tibien III sind 1,3 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Apikalrand des pygidiums konkav. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 6 und 7) mässig stark sklerotisiert, 0,35—0,36 mm lang, ähnlich jenem von *serendibensis*. Distalteil des medianen Lobus kürzer, seine Ventralwand in der apikalen Hälfte konvex. Parameren bei Dorsalansicht gegen die Basis zu plötzlich stärker erweitert. Innensack mit gebogenem, apikalwärts verjüngten Flagellum, einem kurzen distalen Sklerit und mit einer seitlichen schmalen Leiste; bedornte und schuppige Zonen deutlich.

Untersuchtes Material: **Central:** Dambulla, 1 ♀ gesiebt im Wald. **Southern:** Palatupana, bei dem Eintritt des Yala National Park, 1 ♂ (Holotypus) gesiebt in der trockenen Zone der Savanne, 3 ♂♂ gesiebt in der feuchten Zone der Savanne. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera lenta sp. n.

Holotypus ♂: Alut Oya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,2—1,4 mm. Schwarz. Endglied der Kiefertaster länger und viel schlanker als das dicke 3. Glied. Fühler mässig lang, Glieder 3 und 4 gleich schlank, das 4. etwa 1,2 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 etwas dicker, das 5. gut 1,5 mal länger, das 6. ebenso lang oder etwas länger als das 3.; 7. Glied deutlich länger als das 5.; das 8. ebenso lang wie das 4. und 3 mal länger als breit; 11. Glied merklich länger als das 7., ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild mässig dicht, fein, bei × 15 Vergrössung sichtbar punktiert, Basallappen klein, leicht distalwärts vorragend, breit abgerundet. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken ein wenig länger als zusammen breit, gegen das apikale Drittel zu fast gerade und leicht, dahinter stärker verjüngt; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst ein wenig erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, werden viel seichter, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, enden etwa in der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken; Punktierung an der Basis fein, sonst grob und dicht, die Entfernungen zwischen den einzelnen Punkte sind in der Regel so gross bis 3 mal grösser als ihre Durch-

messer. Pygidium im basalen Teil ähnlich wie der Halsschild, dahinter viel feiner punktiert. Mesosternum mit seichtem medialen Eindruck, am distalen Rand grob punktiert. Mes-Epimeren ein wenig mehr als doppelt so lang wie die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Metasternum im distalen Teil des medialen Drittels grob und sehr dicht punktiert, die ziemlich grosse, davor liegende Fläche glatt. Seiten des Metasternums grob und ziemlich dicht, ausser an dem distalen Teil etwas länglich punktiert; die äusserlichen Punkte sind meistens kleiner als jene der Flügeldecken und sie sind in 2—3 Längsreihen mehr oder weniger regelmässig geordnet. Met-Episterna schmal, Innenrand konkav, innere Naht grob punktiert. Das 1. freiliegende Sternit an den Seiten feiner und spärlicher bis ziemlich ähnlich wie die Seiten des Metasternums punktiert, im medialen Drittel deutlich feiner und spärlicher als an den Seiten punktiert; postcoxale Reihe länglicher Punkte nimmt $^1/_6$—$^1/_5$ der Sternitslänge ein. Tibien III sind 1,2 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 8, 9 und 18) mässig stark sklerotisiert, 0,32—0,37 mm lang. Distalteil des medianen Lobus ziemlich lang, leicht ventralwärts gebogen, allmählich, knapp vor dem Ende stärker, apikalwärts verjüngt, Ventralwand im apikalen Teil etwas gewölbt, sonst sehr leicht konkav. Parameren schlank und lang, weit hinter die Spitze des medianen Lobus ragend, an der Innenseite des distalen Teiles schwächer sklerotisiert. Innensack mit grosser, bedornter Fläche. Ductus ejaculatorius relativ stark sklerotisiert, sein Abschnitt, der von dem foramen mediale nach innen führt, ist zuerst einfach und schlank, plötzlich geht er in einen breiteren und kürzeren, durch einen Trichter geöffneten Tubus über, der im zentralen Teil des Sklerit-Komplexes mündet. Von dort gehen vier mehr oder weniger stark sklerotisierte Stücke aus, das grösste (Dorsalansicht) ist distalwärts verjüngt, schräg gerichtet und geht in einen sehr langen Schlauch über, der apikalwärts verläuft und über die Spitze des Aedoeagus vorragt.

Untersuchtes Material: **North Central:** Alut Oya, 6 ♂♂ (Holotypus) und 4 ♀♀ gesiebt im faulenden Laub im Wald (Exp. Genf). **Central:** Peradeniya, in der Nähe der Experimentellen Landwirtschaftlichen Station, etwa 550 m, 20 ♂♂ und 22 ♀♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); über Talatuoya, 850 m, 5 ♂♂ und 3 ♀♀ gesiebt in einem Waldrest (Exp. Genf); über Mululla, etwa 750 m, 8 ♂♂ und 3 ♀♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 2 ♂♂ und 4 ♀♀ gesiebt im Urwald, weitere 12 ♂♂ und 8 ♀♀ gesiebt am Rande des Waldes (Exp. Genf); Kandy, in der Nähe des „Chalet Guesthouse", etwa 600 m, 2 ♂♂ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees, etwa 700 m, 15 ♂♂ und 10 ♀♀ gesiebt im faulenden Laub im Wald (Exp. Genf). **Eastern:** Ranbukkan Oya, 40 km nordöstlich von Bibile, 1 ♂ gesiebt im Fallaub (Exp. Lund); Gal Oya, 22,5 km östlich von Bibile, 2 ♀♀ gesiebt im Fallaub (Exp.

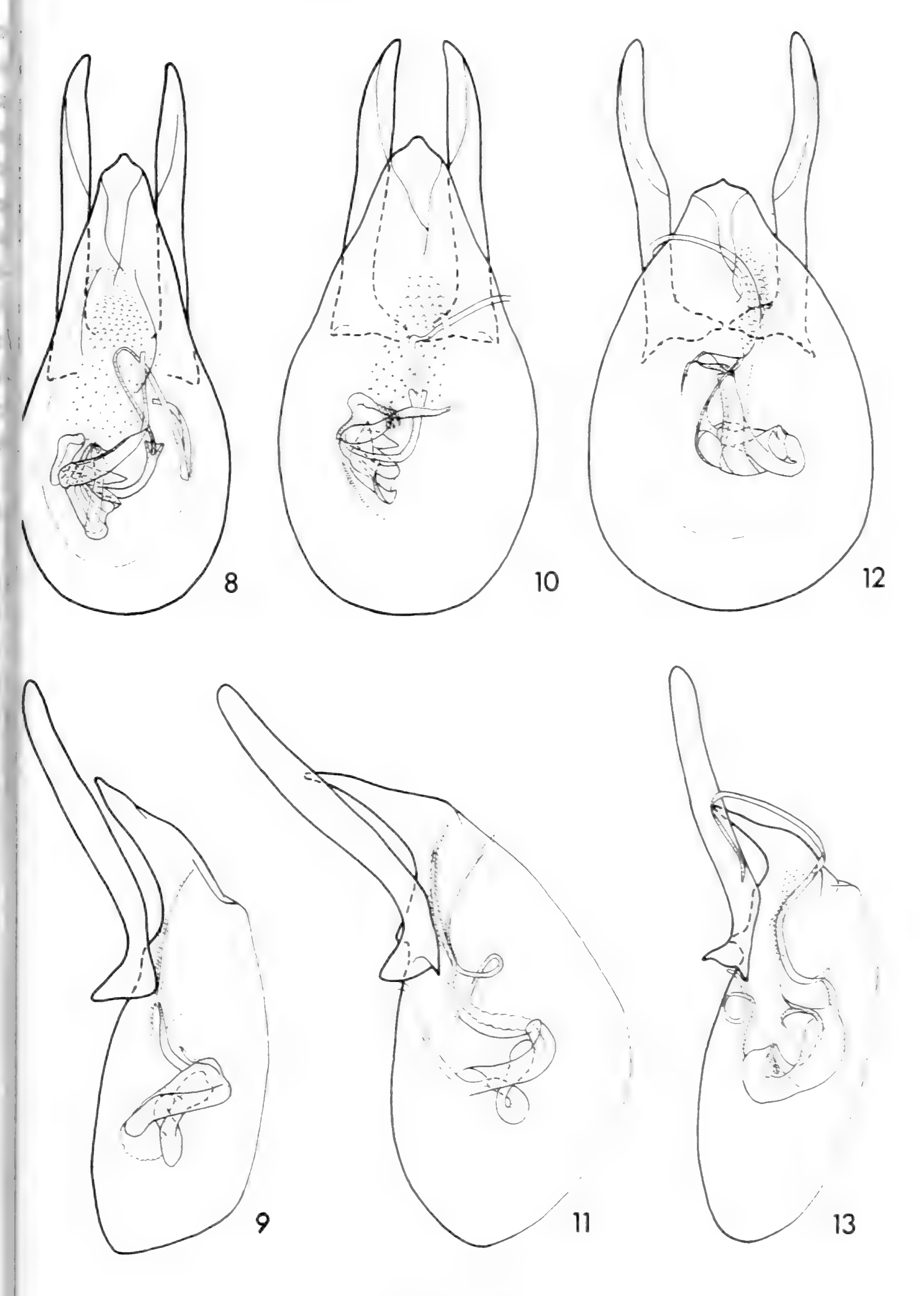


ABB. 8 bis 13.

Aedoeagi von *Eubaeocera*.

lenta sp. n., Alut Oya, Dorsalansicht; 9. id. Lateralansicht; 10. *frigida* sp. n., Horton Plains, Dorsalansicht; 11. id. Lateralansicht; 12. *pigra* sp. n., Diyaluma Falls, Dorsalansicht; 13. id. Lateralansicht.

Lund). **Uva:** 10 km nördlich von Monaragala, 1 ♂ und 3 ♀♀ gesiebt im Wal (Exp. Genf); Diyaluma Falls, etwa 400 m, 2 ♂♂ und 3 ♀♀ gesiebt im faulende Laub im Wald unterhalb des Wasserfalles (Exp. Genf); über Wellawaya, 300 m 8 ♂♂ und 3 ♀♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Haputale, 1350 m, 1 ♀ gesiebt i einer Schlucht (Exp. Genf); Inginiyagala, 7 ♂♂ und 13 ♀♀ gesiebt im Wald, weiter 3 ♂♂ unter Rinde (Exp. Genf); Yalakumbura, 10 km SSW von Bibile, 400 m 1 ♂ und 2 ♀♀ gesiebt im Fallaub (Exp. Lund).

Eubaeocera frigida sp. n.

Holotypus ♂: Horton Plains/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,3—1,5 mm. Schwarz. Kiefertaster ähnlich wie bei *lenta*. Fühle mässig lang, länger als bei *lenta*; Glieder 3—6 fast gleich schlank; das 4. Glie 1,5 mal, das 5. Glied 1,8 mal, das 6. Glied 1,6 mal länger als das 3.; das 7. Glie merklich länger als das 5.; das 8. ein wenig kürzer als das 4., etwa 3,2—3,5 ma länger als breit; das 11. deutlich länger als das vorhergehende. Halsschild spärlic und sehr fein, bei × 20 Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert, Basallappe klein, abgerundet, das Scutellum völlig überdeckend. Flügeldecken länger al breit, apikalwärts allmählich leicht verjüngt, Seitenrand leicht konvex; Apikal rand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt im oder ein wenig hinter dem Nivea der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst etwas erhaben; Nahtstreife tief, biegen vorne kaum nach aussen, löschen noch hinter oder im Niveau de Halsschildlappens aus, noch relativ weit von dem Basalrand der Flügeldecke entfernt; Punktierung im Vergleich mit den verwandten Arten fein, jedoch vie gröber als am Halsschild, die Entfernungen zwischen den einzelnen Punkte sin etwa 4—5 mal so gross wie ihre Durchmesser. Pygidium dichter und etwas gröbe punktiert als der Halsschild. Mesosternum mit einer niedrigen medialen Längs wölbung, daneben seicht eingedrückt, zwischen den Mittelhüften dicht und mässig grob punktiert. Mes-Epimeren kaum doppelt so lang wie die Entfernung zwische ihnen und den Mittelhüften. Metasternum im mittleren Teil spärlich und ziemlic fein punktiert, in der Mitte eine glatte Fläche. Seiten des Metasternums ziemlic spärlich, deutlich gröber als die Flügeldecken, viel feiner als bei *lenta* punktiert, die Entfernungen zwischen den einzelnen, nur vorne etwas länglichen Punkte sind dort oft doppelt oder mehr als doppelt so gross wie ihre Durchmesser. Met-Episterna schmal, proximalwärts ein wenig verjüngt, Innenrand fast gerade, innere Naht grob punktiert. Das 1. freiliegende Sternit gegen die Basis zu dicht, deutlich feiner als die Seiten des Metasternums punktiert, distalwärts wird die Punktierung viel feiner; postcoxale Reihe den länglichen Punkte nimmt etwa $^1/_6$ der Sternitlänge ein. Tibien III fast 1,25 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht weitert.

Aedoeagus (Abb. 10 und 11) mässig stark sklerotisier, 0,38 mm lang, ähnlich nen von *lenta*. Distalteil des medianen Lobus kürzer, stärker ventralwärts bogen, seine Ventralwand breit konkav, die Spitze ein wenig dicker. Innensack ı Prinzip ebenfalls wie bei *lenta*. Parameren breiter und bei Lateralansicht im ittleren Teil merklich erweitert.

Untersuchtes Material: **Central:** Horton Plains, 2100 m, 1 ♂ (Holotypus) und) ♀♀ gesiebt im Wald; Pidurutalagala, 2200 m, 1 ♂ und 2 ♀♀ gesiebt im Wald n südwestlichen Hang des Gebirges. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera pigra sp. n.

olotypus ♂: Diyaluma Falls/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,3—1,5 mm. Färbung schwarz, Apex der Flügeldecken braun. Kiefer-ıster wie bei *lenta*. Fühler etwa so lang wie bei *frigida*; Glieder 3 und 4 gleich ·hlank, das 4. etwa 1,2—1,3 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 etwas breiter, as 5. 1,5 bis fast 1,7 mal länger als das 3., das 6. variabel in der Länge, kaum ınger bis 1,2 mal länger als das 4., mehr oder weniger deutlich länger als das 5.; as 7. so lang oder etwas länger als das 5.; die Länge des 8. Gliedes ebenfalls uffallend variabel, kürzer bis ein wenig länger als das 4., stets länger als das 3., in wenig mehr als drei mal länger als breit; das 11. viel länger als das vorher-ehende. Halsschild spärlich und fein, bei × 15 Vergrössung kaum sichtbar unktiert, Basallappen klein, abgerundet. Spitze des Scutellums freiliegend. 'lügeldecken etwa so lang bis merklich länger als zusammen breit, ähnlicher Form nd ähnlich punktiert, abgesehen davon, dass die Punktierung regelmässiger ist, vie bei *lenta*; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt weit hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst erhaben; Nahtstreifen ief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügel-lecken bis an die Seiten, wo sie mit den Seitenstreifen verbunden sind. Pygidium ın der Basis dicht, etwa so fein wie der Halsschild, apikalwärts noch viel feiner ›unktiert. Mesosternum im mittleren Teil sehr dicht und grob punktiert, die Punkte liegen knapp aneinander. Mes-Epimeren kaum doppelt so lang wie die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Metasternum in der Mitte glatt, onst im mittleren Teil dicht und fast so grob wie die Flügeldecken punktiert, die inzelne Punkte sind dort ein wenig kleiner bis merklich grösser als die Ent-ernungen zwischen ihnen. Seiten des Metasternums länglich, deutlich gröber ›unktiert als die Flügeldecken. Met-Episterna schmal, proximalwärts kaum verjüngt, Innenrand fast gerade, innere Naht grob und dicht punktiert. Das l. freiliegende Sternit feiner und spärlicher als die Flügeldecken punktiert, post-

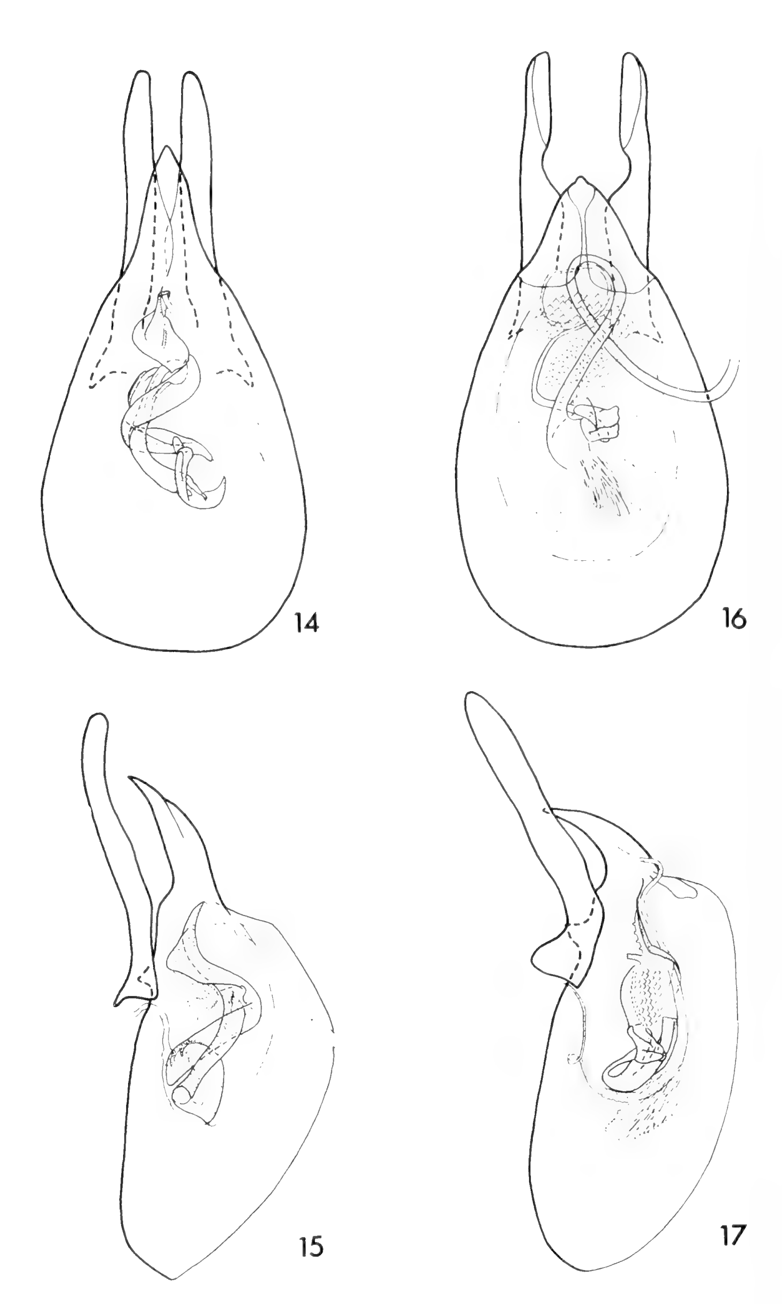


ABB. 14 bis 17.

Aedoeagi bei *Eubaeocera*,
14. *longicornis* sp. n., Inginiyagala, Dorsalansicht; 15. id. Lateralansicht; 16. *ceylonensis* sp. n., Mihintale, Dorsalansicht; 17. id. Lateralansicht.

coxale Reihe der länglichen Punkte nimmt $^1/_6$—$^1/_5$ der Sternitslänge ein. Tibien III etwa 1,1 bis 1,2 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine etwas erweitert.

Aedoeagus (Abb. 12, 13 und 19) mässig stark sklerotisiert, 0,35—0,37 mm lang. Distalteil des medianen Lobus sehr kurz, stark ventralwärts gerichtet, zugespitzt. Parameren gegen die Mitte zu etwas erweitert, an der Innenseite der distalen Hälfte schwächer sklerotisiert. Innensack in einer länglichen Zone deutlich bedornt. Das schräg distalwärts gerichtete Stück des Sklerit-Komplexes geht in einen mässig langen, im Niveau der Basis des distalen Teiles des medianen Lobus herausragenden, Schlauch über. Abschnitt des Ductus ejaculatorius, der von dem foramen mediale nach innen führt, im Präparat nicht sichtbar.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 1 ♀ gesiebt im Urwald; Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees, etwa 700 m, 1 ♂ und 3 ♀♀ gesiebt im Wald; Matale, etwa 400 m, 1 ♀ gesiebt in einer Schlucht; Mululla, über dem Dorf, 750 m, 2 ♂♂ gesiebt im Wald. **Uva:** Diyaluma Falls, etwa 400 m, 2 ♂♂ (Holotypus) und 1 ♀ gesiebt im faulenden Laub unterhalb des Wasserfalles; über Wellawaya, 300 m, 1 ♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald; 10 km nördlich von Monaragala, 1 ♂ und 4 ♀♀ gesiebt im Wald. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera longicornis sp. n.

Holotypus ♂: Inginiyagala/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4—1,6 mm. Färbung schwarz, Apex der Flügeldecken bräunlich. Kiefertaster ähnlich wie bei *lenta.* Fühler lang, Glieder 3—6 gleich schlank, das 4. kaum länger bis 1,15 mal länger, das 5. etwa 1,3—1,5 mal länger als das 3.; das 6. etwas länger als das 4.; Glieder 7 und 8 relativ schlank, das 7. so lang oder ein wenig länger als das 5., das 8. ebenso lang oder etwas länger als das 4. und 4 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild dicht, merklich gröber als bei *pigra*, bei × 15 Vergrössung gut sichtbar punktiert; Basallappen klein, abgerundet, das Scutellum völlig überdeckend. Flügeldecken länger als zusammen breit, abgesehen von der flachen Nahtgegend und den vorne bis an die Seiten verlaufenden und mit den Seitenstreifen verbundenen Nahtstreifen, wie bei *lenta.* Pygidium dicht, viel feiner als der Halsschild punktiert. Mesosternum im mittleren Teil, besonders zwischen den Mittelhüften grob und sehr dicht, teilweise zusammenfliessend punktiert. Mes-Epimeren 4 mal länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Metasternum an den Seiten spärlicher, sonst ziemlich ähnlich wie bei *pigra* punktiert; die Punkte an den Seiten sind länglich und viel gröber als jene an den Flügeldecken. Met-Episterna schmal, proximalwärts nicht verjüngt, Innenrand gerade, innere Naht

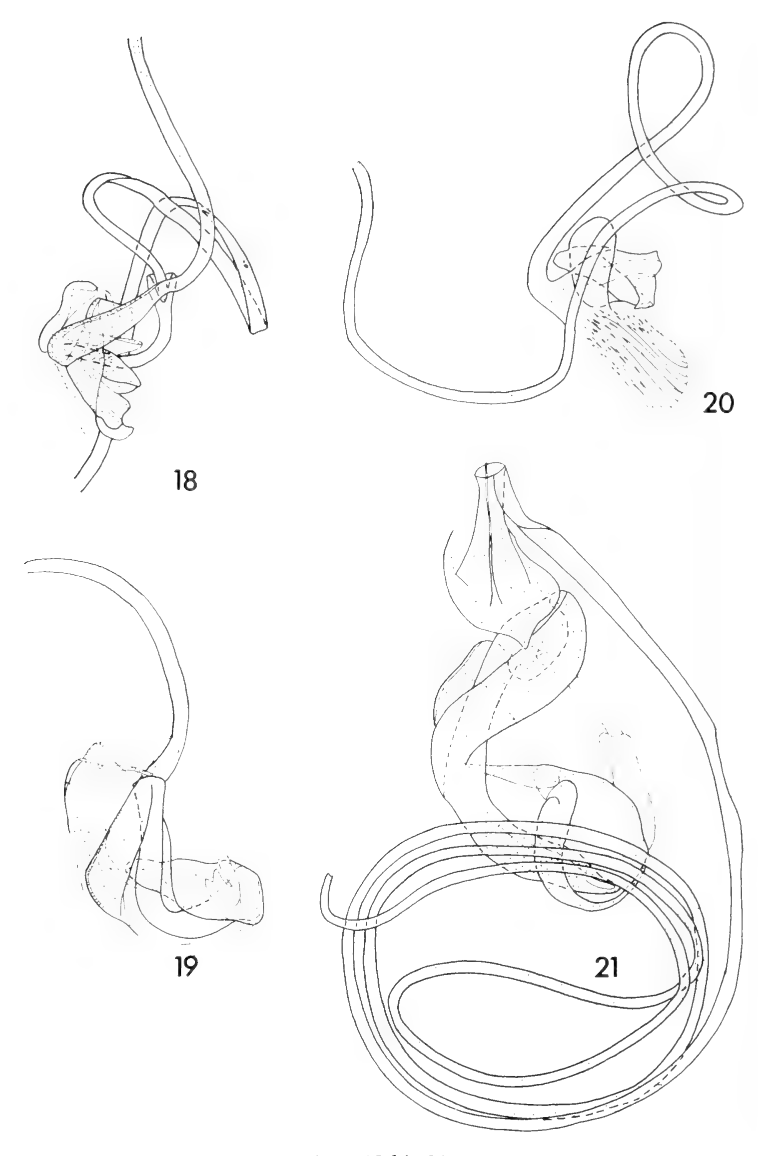


ABB. 18 bis 21.

Armatur des Innensackes von *Eubaeocera*.

18. *lenta* sp. n., Alut Oya, Dorsalansicht; 19. *pigra* sp. n., Diyaluma Falls, Dorsalansicht; 20. *cey-lonensis* sp. n., Mihintale, Dorsalansicht; 21. *longicornis* sp. n., Inginiyagala, Dorsalansicht.

grob punktiert. Das 1. freiliegende Sternit an der Basis des mittleren Teiles mit einigen grösseren Punkten, sonst sehr spärlich und sehr fein punktiert, postcoxale Reihe länglicher Punkte nimmt etwa $^{1}/_{6}$ der Sternitlänge ein. Tibien III nicht ganz 1,1 mal länger als die zugerhörigen Tarsen.

♂: Pygidium gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 14, 15 und 21) mässig stark sklerotisiert, 0,41—0,45 mm lang. Distalteil des medianen Lobus auch bei Dorsalansicht deutlich abgesetzt, schlank, ziemlich kurz, ein wenig schräg ventralwärts gerichtet, apikalwärts allmählich verjüngt, Ventralwand gerade, nur vor der scharfen Spitze gebogen. Parameren, abgesehen von der Basis, fast gleichmässig schlank, bei Lateralansicht gewellt. Innensack mit äusserst fein gekörnter distaler Zone. Ductus ejaculatorius geht vor dem Eintritt in den Sklerit-Komplex in ein breiteres Rohr über (Dorsalansicht). Skleriten spiralig gedreht, das Endstück bildet einem ziemlich breiten kurzen Tubus, der in den sehr langen terminalen Schlauch übergeht, dieser ist länger als der ganze Aedoeagus.

Untersuchtes Material: **Central:** Peradeniya, in der Nähe der Experimentellen Landwirtschaftlichen Station, etwa 550 m, 1 ♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Hasalaka bei Weragamtota, etwa 250 m, 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf). **Sabaragamuwa:** 3,2 km östlich von Kalawana, 1 ♀ gesiebt am Füsse von Felsblocken, am Waldrand (Exp. Genf). **Eastern:** Periyapullamalai bei Pulaveli, 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf): Gal Oya, 22,5 km östlich von Bibile, 100 m, 2 ♂♂ gesiebt im Fallaub (Exp. Lund). **Uva:** Inginiyagala, 1 ♂ (Holotypus) unter Rinde (Exp. Genf); 5 km NW von Bibile, 3 ♂♂ und 1 ♀ gesiebt an einem bewaldeten Hügelchen (Exp. Genf); Yalakumbura, 8 km SSW von Bibile, etwa 400 m, 1 ♀ gesiebt im Fallaub in einer Schlucht (Exp. Lund); Diyaluma Falls, etwa 400 m, 2 ♂♂ gesiebt im faulenden Laub, Wald unterhalb des Wasserfalles (Exp. Genf); 10 km nördlich von Monaragala, 1 ♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); über Wellawaya, 300 m, 6 ♂♂ und 8 ♀♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf.).

Eubaeocera ceylonensis sp. n.

Holotypus ♂: Mihintale/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,05—1,2 mm. Färbung rötlichbraun. Kiefertaster ähnlich wie bei *lenta*. Fühler mässig lang, kürzer als bei *lenta*; Glieder 3 und 4 gleich schlank, das 4. etwa 1,2 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 etwas breiter, das 5. 1,5 mal länger als das 3.; das 6. ebenso lang wie das 4.; das 7. Glied ein wenig länger als das 5.; das 8. ebenso lang wie das 4. und 3 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild und Scutellum sehr ähnlich wie bei *lenta*. Flügeldecken ein wenig länger als zusammen breit, Seitenrand gegen das apikale Drittel zu fast gerade, distalwärts etwas, erst ab dem apikalen Drittel stärker verjüngt; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt weit hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand

der Flügeldecken, etwa in der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken löschen s aus; Punktierung im proximalen Achtel und im distalen Drittel spärlich, etwa s fein oder noch feiner als jene des Halsschildes, dazwischen dicht und grob, d Entfernungen zwischen den groben Punkten sind im Durchschnitt etwa 1,5—2,5 m grösser als ihre Durchmesser. Pygidium spärlich, an der Basis kaum deutlic sonst noch feiner als der Halsschild punktiert. Mesosternum im mittleren Teil gro punktiert, die einzelne Punkte liegen knapp aneinander und teilweise fliessen s ineinander. Mes-Epimeren gut 3 mal so lang wie die Distanz zwischen ihnen un den Mittelhüften. Metasternum, abgesehen von der glatten Mitte, im mediale Drittel dicht und fast so grob bis ein wenig gröber als die Mitte der Flügeldecke punktiert. Die Seiten des Metasternums einschlisslich der Naht mit den Me Episterna etwas länglich, sehr dicht und sehr grob, viel gröber als die Flüge decken punktiert. Met-Episterna schmal, proximalwärts deutlich verjüng Innenrand fast gerade. Das 1. freiliegende Sternit in der distalen Hälfte spärlic etwa so fein wie der Halsschild punktiert, die proximale Hälfte in der Mit deutlich gröber punktiert, an den Seiten, abgesehen von den postcoxalen Läng punkten, die $^{1}/_{6}$—$^{1}/_{4}$ der Sternitlänge einnehmen, nur mit einigen gröbere Punkten. Tibien III fast 1,2 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium gerade abgestutzt. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine etwa erweitert.

Aedoeagus (Abb. 16, 17 und 20) mässig stark sklerotisiert, 0,33—0,37 mr lang. Distaler Teil des medianen Lobus ähnlich wie bei *pigra*, kurz, stark ventra wärts gebogen, apikalwärts allmählich verjüngt, am Ende spitzig, Ventralwan fast regelmässig konkav. Parameren im Niveau des Endes des medianen Lobu an der Innenseite ausgerandet, dahinter schmäler als in der basalen Hälfte un an der Innenseite schwächer sklerotisiert. Innensack mit bedornten und schup pigen Zonen. Skleriten relativ klein und einfach, das grösste, rechts liegend Stück geht in dem sehr langen Schlauch über, proximalwärts ist es mit einer Büschel schräg geordneter, leicht gebogener langer Stacheln verbunden.

Untersuchtes Material: **Northern:** 3 km östlich von Mankulam, Small streem 1 ♀ im Wald unter einem Stamm (Exp. Lund). **North Central:** Mihintale, 12 ♂ (Holotypus) und 10 ♀♀ gesiebt am Fuss der Hügeln (Exp. Genf); Nedunlen 3 ♂♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Medawachchiya, etwa 3 km nördlic der Stadt, 4 ♂♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf).

Eubaeocera sp. indet. A

Diese Art gehört offenbar ebenfalls in die Verwandtschaft von *lenta*, sie is besonders der *frigida* sehr ähnlich.

Untersuchtes Material: **Central:** Hakgala, über dem botanischen Garten 1800 m, 2 ♀♀ gesiebt im Urwald (Exp. Genf).

Eubaeocera monstrosa sp. n.

lolotypus ♂: Nedunleni/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,85—2,1 mm. Schwarz. Endglied der Kiefertaster kürzer und chlanker als das 3. Glied. Fühler lang, ab dem 7. Glied abgeplattet; Glieder —6 etwa gleich breit; das 4. um $^{1}/_{4}$ länger als das 3.; das 5. ebenso lang oder twas länger als das 3. und 4. zusammen; das 6. merklich kürzer als das 5., länger ls das 4.; Glieder 7—11 relativ leicht abgeplattet; das 7. ein wenig länger als las 5.; das 8. ebenso lang wie das 5. und gut 3 mal länger als breit; das 11. ein venig länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und fein, bei × 12 /ergrössung kaum sichtbar punktiert; Basallappen gerade abgestutzt. Scutellum um grössten Teil freiliegend, auffallend gross. Flügeldecken an der breitesten Stelle deutlich breiter als lang, Seitenrand leicht konvex, vorne und hinten stärker ıbgerundet als im mittleren Teil; Apikalrand nur leicht abgerundet, fast gerade; ıpikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend /orne flach, sonst etwas dachförmig erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach ıussen und nähern sich allmählich dem Basalrand der Flügeldecken zu, enden /or dem äusseren Siebtel der Basalbreite der Flügeldecken; Punktierung vorne, besonders in der Nähe des Halsschildlappens, spärlich und sehr fein, im mittleren Teil ziemlich regelmässig, grob und mässig dicht, lateral- und apikalwärts wird sie noch ein wenig gröber und dichter. Propygidium freiliegend, wie das Pygidium dicht und grob, nicht viel feiner als die Mitte der Flügeldecken punktiert. Mesosternum mit zwei parallelen medialen Längsfurchen. Mes-Epimeren sehr gross, 3 mal länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Metasternum glatt, nur im mittleren Teil mit einer U-förmigen, dichten Punktreihe, die zwischen den Mittelhüften endet. Met-Episterna sehr breit, proximalwärts stark verjüngt, Innenrand leicht konvex, innere Naht nicht punktiert. Das 1. freiliegende Sternit hinter den Hüften mit einer dichten Reihe länglicher Punkte, sonst äusserst fein punktiert. Tibien III 1,4 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium apikalwärts stärker verjüngt, am Ende vorgezogen. Tibien II und III deutlich gebogen, Tarsenglied 1 der Vorder- und Mittelbeine sehr stark erweitert, etwa doppelt so breit wie die erweiterten Glieder 2 und 3.

Aedoeagus (Abb. 22—24) sehr stark sklerotisiert, 1,02—1,11 mm lang. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus stark reduziert, an der linken Seite eine kleine abgerundete Lamelle bildend, an der rechten Seite proximalwärts umgeschlagen; Ventralwand eine starke, fast senkrecht stehende Lamelle bildend, bei Lateralansicht am proximalen Rand ziemlich tief konkav ausgerandet, distalwärts zu einer Spitze verjüngt. Bei Dorsalansicht ist die Ventralwand nur als eine kleine, an der rechten Seite des Distalrandes der Basalkapsel vorragende, Platte sichtbar. Sonst ist die distale Wand des medianen Lobus schwach sklero-

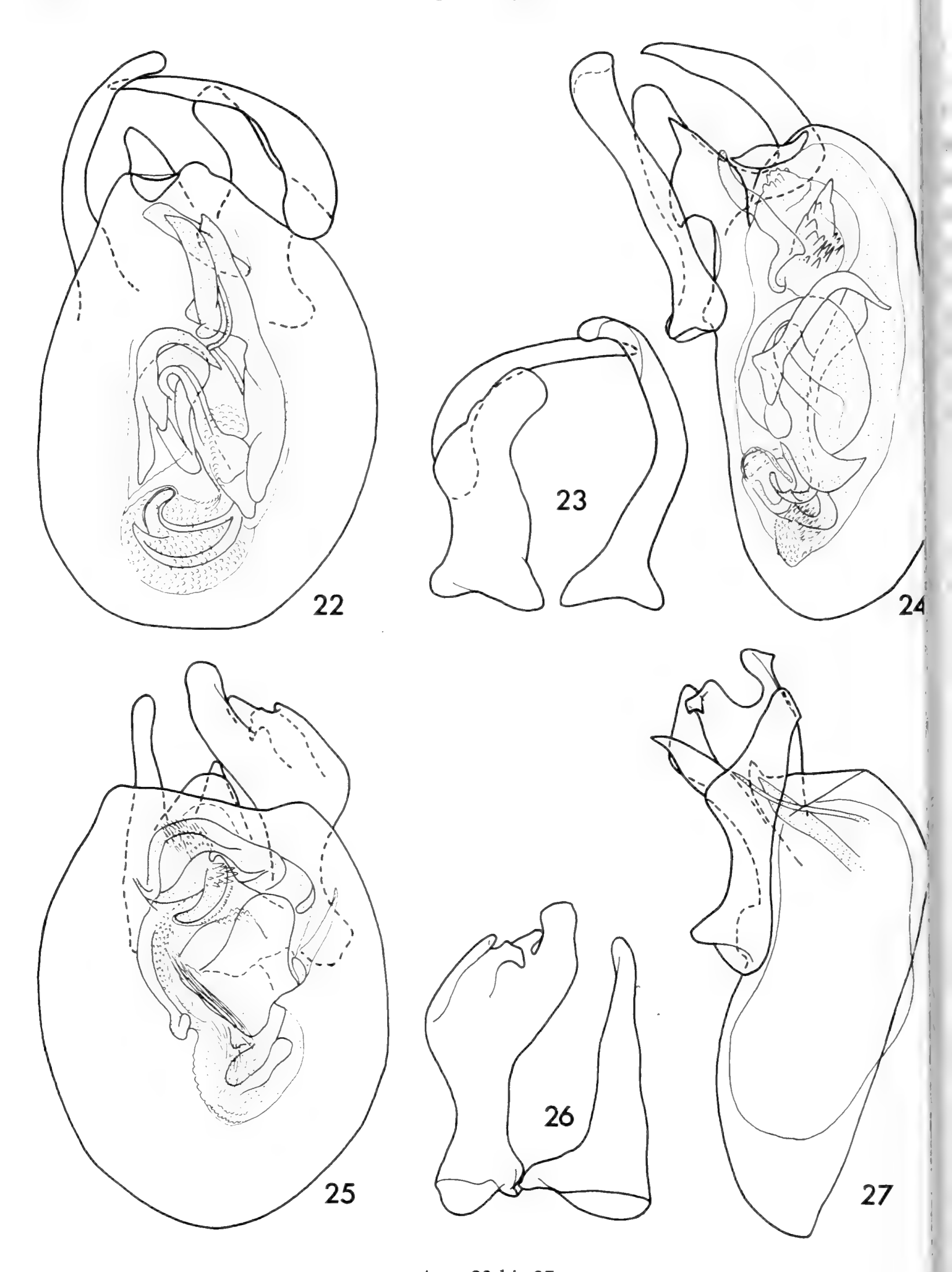


Abb. 22 bis 27.

Aedoeagi von *Eubaeocera*.
22. *monstrosa* sp. n., Nedunleni, Dorsalansicht; 23. id. Parameren, Ventralansicht; 24. id. Mihir tale, Lateralansicht; 25. *paradoxa* sp. n., Nedunleni, Dorsalansicht; 26. id. Parameren, Ventra ansicht; 27. id. Lateralansicht.

isiert. Schlankere rechte Paramere bei Lateralansicht leicht gewellt, am Ende fast so breit wie an der Basis, hinter der Basis etwas, vor dem distalen Viertel stärker verjüngt, das abgerundete Ende ungeschlagen, davor die Innenseite ausgerandet (bei Ventralansicht besser sichtbar). Bei Dorsalansicht die rechte Paramere gegen die Mitte zu verjüngt, dahinter etwa gleichmässig schlank, nach innen gebogen. Linke Paramere in der basalen Hälfte sehr breit, von der äusseren Seite des mittleren Teiles entspringt eine starke Apophyse, die zuerst nach oben gerichtet ist, nach einer kurzen Distanz schräg umgebogen, einen breiten Bogen bildet. Innensack mit bedornten und schuppigen Zonen; die stark sklerotisierte Stücke gehen über und ineinander, unter ihnen ist bei Dorsal- und Lateralansicht auffallend ein mittlerer, nach links und oben umgebogener, hackenförmiger Sklerit.

Untersuchtes Material: **Northern:** Nedunleni, 3 ♂♂ (Holotypus) und 3 ♀♀ gesiebt im Wald; Madhu Road, 1 ♂ gesiebt im Wald; 3 km NE von Puliyan Kulam, 1 ♂ unter Rinde. **North Central:** Mihintale, 1 ♂ gesiebt im Wald am Fusse der Hügel. **Central:** über Talatuoya, 850 m, 1 ♂ und 1 ♀ gesiebt im Waldrest. **Uva:** über Wellawaya, 300 m, 2 ♂♂ und 1 ♀ gesiebt im Wald. Alles Exp. Genf.

Eubaeocera paradoxa sp. n.

Holotypus ♂: Nedunleni/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,9 mm. Färbung dunkelbraun. Die Art ist ähnlich der *montrosa.* Punktierung des Halsschildes etwas, der Flügeldecken deutlich feiner als bei *monstrosa.* Seitenrand der Flügeldecken im mittleren Teil gerade; Nahtgegend nur in der distalen Hälfte dachförmig erhaben; Nahtstreifen verlaufen vorne bis gegen die Seiten zu und sind mit den Seitenstreifen verbunden. Propygidium gleichfalls freiliegend, mit dichter und grober Punktierung nur an der basalen Hälfte, Pygidium wie die distale Hälfte des Propygidiums sehr fein punktiert. Mesosternum mit zwei seichten medialen Längsfurchen. Mes-Epimeren länger als bei *monstrosa*, 6 mal länger als die Distanz zwischen ihnen und den Mittelhüften. Met-Episterna viel schmäler als bei *monstrosa.* Das 1.—4. freiliegende Sternit mit hellem mikroskulptierten apikalen Saum versehen; das 1. Sternit spärlich, ähnlich grob wie die Flügeldecken punktiert, die Punkte der basalen, postcoxalen Reihe kaum grösser als die dahinter liegende. Tibien III 1,1 mal länger als die zugehörigen Tarsen.

♂: Pygidium am Ende zugespitzt. Tibien II und III gerade. Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine stark erweitert, das 1. Glied nur ein wenig breiter als die folgenden.

Aedoeagus (Abb. 25—27) sehr stark sklerotisiert, 0,70 mm lang. Apikalwand der Basalkapsel senkrecht abfallend, darunter die wenig vorragende, bei Lateral-

ansicht zugespitzte, bei Dorsalansicht breit abgerundete Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus. Ventralwand länger, dicker, bei Lateralansicht am Ende zugespitzt, vor der Spitze an der Ventralseite gewölbt; bei Dorsalansicht gegen das Ende zu stark verjüngt, jedoch nicht zugespitzt, Distalrand ventral und proximalwärts umgeschlagen. Rechte einfachere Paramere gerade distalwärts gerichtet, bei Lateralansicht am Oberrand etwas gewellt, der Unterrand hinter der Mitte stark erweitert, dort etwa so breit wie an der Basis, davor breit konkav, dahinter leicht konkav, verjüngt. Linke Paramere in der distalen Hälfte stark erweitert, Aussenrand ventralwärts umgeschlagen, Apikalrand mit einem tieferen und breiteren und zwei kleineren Ausrandungen, die vier unregelmässige Lappen bilden. Innensack mit bedornten und längsgestrichelten Zonen. Skleriten sind komplex (bei dem einzigen vorhandenen Exemplar ist die Struktur bei Lateralansicht im Präparat nicht deutlich erkennbar).

Untersuchtes Material: **Northern:** Nedunleni, 1 ♂ gesiebt im Wald (Exp. Genf).

Das einzige gefundete Exemplar ist leider beschädigt. Die Fühler und die Tarsen der Mittelbeine sind abgebrochen. Es scheint, dass es sich um ein nicht ganz ausgereiftes Stück handelt; die normale Färbung dürfte wahrscheinlich wie bei *monstrosa* schwarz sein.

Scaphisoma Leach

Scaphisoma Leach, 1815: 89. Typus-Art: *Silpha agaricina* Linnaeus, 1758.
Scaphella Achard, 1924: 29. Typus-Art: *Scaphosoma antennatum* Achard, 1919.

Es wurden 14 Arten der Gattung *Scaphisoma* in Ceylon festgestellt. Davon gehören 4 in die Gruppe *unicolor (impar, nietneri, besucheti, spurium)*, 3 in die Gruppe *haemorrhoidale (obliquemaculatum, anderssoni, cederholmi)*, 4 in die Gruppe *pictum (pictum, anale, nigrofasciatum, mussardi)*. Eine *(perbrincki)* ist verwandt mit *mauritiense* Vinson und *minutissimum* Champion. Schliesslich 2 *(egregium, rarum)* stehen isoliert und vorläufig kann ich sie mit keiner mir bekannten Art vergleichen.

Die *unicolor*- und *haemorrhoidale*-Gruppe wurde bereits charakterisiert (Löbl, 1971). Die Art *pictum* mit den verwandten scheint durch den robusten Körper, durch die langen und schlanken Fühlerglieder 4—11, durch die runzelige Mikroskulptur des Pygidiums und des 1. freiliegenden Sternits nahe der *assimile*-Gruppe zu stehen. Der Aedoeagus ist sehr gross, Distalteil des medianen Lobus ist ebenfalls in eine dorsale und eine ventrale Lamelle gespalten. Innensack ist auch sehr kompliziert und ohne Flagellum. Die Arten der *pictum*-Gruppe weichen durch die Form der Parameren, die stark erweitert und ausser der Basis und des äusseren (oberen) Randes sehr dünn sind; in den äusserlichen Merkmalen durch die neben dem Halsschildlappen endenden Nahtstreifen der Flügeldecken

n der *assimile*-Gruppe deutlich ab. Bei ♂♂ der dort gehörigen Arten ist der nterrand des 5. Sternits in der Mitte vergezogen und auch die Tarsenglieder –3 der Mittelbeine sind meistens deutlich erweitert.

Nahtstreifen biegen vorne nach aussen und verlaufen mindestens eine kurze Distanz parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken 2

Nahtstreifen der Flügeldecken verlaufen vorne nicht nach aussen und enden seitlich des Halsschildlappen 4

Oberseite einfärbig rötlich braun. Nahtstreifen enden vorne in der äusseren Hälfte der Basalbreite der Flügeldecken 3

Oberseite schwarzbraun bis schwarz, Apikalteil der Flügeldecken hell. Nahtstreifen enden vorne in der inneren Hälfte der Basalbreite der Flügeldecken. Pygidium und das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur. Fühlerglied 4 etwa 3 mal länger als das 3. und nur etwas kürzer als das 5. Glied . . . . *besucheti* sp. n.

3 Pygidium ohne Mikroskulptur. Fühlerglied 4 sehr klein, nicht länger als das 3. und kaum ein Drittel der Länge des 5. erreichend. Das 1. freiliegende Sternit an den Seiten etwas gröber punktiert als die Seiten des Metasternums . . . . *impar* sp. n.

– Pygidium mit punktierter Mikroskulptur. Fühlerglied 4 mehr als doppelt so lang wie das 3. und etwa vier Fünftel der Länge des 5. erreichend. Das. 1. freiliegende Sternit an den Seiten viel gröber punktiert als die Seiten des Metasternums . . . . *rarum* sp. n.

4 Pygidium und das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, Oberseite einfärbig, nur Apikalrand der Flügeldecken manchmal heller . 5

– Pygidium und das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert . 8

5 Grössere, mindestens 1,4 mm lange Arten. Postcoxale Fläche des 1. freiliegenden Sternits klein, weit vor der Mitte der Segmentlänge endend 6

– Kleine, bis 1,1 mm lange Art. Postocoxale Fläche des 1. freiliegenden Sternits sehr gross, weit hinter die Mitte der Segmentlänge reichend. Fühlerglied 4 relativ kurz, höchstens 1,6 mal länger als das 3. Glied . . . . *perbrincki* sp. n.

6 Fühler ab dem 6. Glied abgeplattet; 4. Glied weniger als doppelt so lang wie das 3. Glied. Seiten des Metasternums deutlich feiner punktiert als die Seiten des 1. freiliegenden Sternits . . . . *egregium* sp. n.

– Fühler ab dem 7. Glied abgeplattet; 4. Glied mehr als 2,4 mal länger als das 3. Glied 7

7 Das 1. freiliegende Sternit wie das Metasternum regelmässig sehr fein und spärlich punktiert. Färbung hell rötlichbraun. Länge 1,5—1,7 mm . . . . *nietneri* sp. n.

— Das 1. freiliegende Sternit im medialen Teil und das Metasternum zwischen den Hinterhüften viel gröber und dichter punktiert als an den Seiten. Färbung dunkel bis schwarzbraun. Kleiner, 1,4—1,5 mm lang . . . . *spurium* sp. n

8 Flügeldecken einfärbig rötlich oder dunkelbraun; Apikalrand fast gerade; Nahtstreifen biegen vorne leicht nach aussen . . . *mussardi* sp. n

— Flügeldecken dunkel mit hellen Flecken oder hell mit dunkeln Flecken, beziehungsweise Streifen . . . .

9 Grundfärbung dunkelbraun bis schwarz, Flügeldecken mit je einem humeralen Fleck und mit hellem apikalen Streifen 1

— Grundfärbung hellbraun, Flügeldecken mit dunklen Streifen, beziehungsweise Flecken. Halsschild oft mit dunklen Streifen 1

10 Fühlerglied 8 mindestens 3 mal länger als breit. Nahtstreifen der Flügeldecken verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne leicht nach aussen; Nahtgegend mit einer Punktreihe 1

— Fühlerglied 8 weniger als 2,5 mal länger als breit. Nahtstreifen der Flügeldecken verlaufen proximalwärts leicht divergierend, biegen vorne kaum nach aussen; Nahtgegend mit zwei Punktreihen in der proximalen Hälfte . . . . *obliquemaculatum* Motsch

11 Kleine Art, kürzer als 1,2 mm. Fühler kürzer, 6. Glied nur etwas breiter als das 5., das 8. Glied höchstens 3,3 mal länger als breit. Metasternum zwischen den Hinterhüften viel gröber punktiert als an den Seiten . . . . *anderssoni* sp. n

— Grössere Art, etwa 1,4 mm lang. Fühler länger, 6. Glied wesentlich breiter als das 5., das 8. Glied etwa 4 mal länger als breit. Metasternum zwischen den Hinterhüften ähnlich sehr fein punktiert wie an den Seiten . . . . *cederholmi* sp. n

12 Flügeldecken mit einem basalen und einem mittleren dunklen Querstreifen, die die dunklen Längsstreifen der Nahtgegend und der Seiten verbinden. Halsschild oft einfärbig hell. . . . . *nigrofasciatum* Pi

— Flügeldecken anders gefärbt. Halsschild immer mit dunklen Längsstreifen 1

13 Dunkle Seitenstreifen der Flügeldecken im medialen Drittel nach innen erweitert, einen grossen, von dem dunklen Streifen der Nahtgegend isolierten Fleck bildend. Basis der Flügeldecken ausser der Humeralgegend durch einen Querstreifen dunkel gefärbt. Punktierung der Oberseiter gröber . . . . *pictum* Motsch.

— Mittlere Teil der Flügeldecken mit einem grossen, in der Regel isolierten, manchmal mit dem dunklen Streifen der Nahtgegend verbundenen Fleck. Basis der Flügeldecken mit einem etwa in der

Mitte der Basalbreite liegenden, kleinen länglichen Streifen, der seltener mit dem Streifen der Nahtgegend verbunden ist. Oberseite feiner punktiert . . . . *anale* Motsch.

Scaphisoma perbrincki sp. n.

Iolotypus ♂: Diyaluma Falls/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 0,95—1,1 mm. Färbung dunkel bis schwarzbraun. Fühler kurz, b dem 5. Glied abgeplattet; das 4. Glied kurz, 1,25—1,6 mal länger als das 3.; as 5. ebenso lang wie das 3. und 4. zusammen; das 6. ein wenig breiter und ,3—1,5 mal länger als das 5.; das 8. ein wenig kürzer bis so lang wie das 6., twa 2,4 mal länger als breit; das 11. lang, mindestens 1,5 mal länger als das orhergehende. Halsschild spärlich und sehr fein, bei $\times 25$ kaum deutlich sichtbar unktiert. Scutellum von Halsschildlappen völlig überdeckt. Flügeldecken dicht nd gröber am Apex, sonst spärlich und sehr fein, jedoch merklich gröber als er Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt inter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe; Jahtstreifen seicht, verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel nit der Naht, biegen vorne etwas nach aussen und enden neben dem Halsschildappen, noch ziemlich weit vom Basalrand der Flügeldecken. Propygidium und ie basale Hälfte des Pygidiums sehr dicht und ähnlich fein wie der Apex der lügeldecken punktiert, Pygidium distalwärts feiner und spärlicher punktiert. Iet-Episterna ziemlich stark proximalwärts verjüngt, Innenrand fast gerade. Ietasternum zwischen den Hinterhüften beiderseits mit einem sehr seichten inglichen Eindruck, dort fein und dichter, sonst äusserst fein und spärlich unktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, ähnlich wie der überiegende Teil des Metasternums spärlich und äusserst fein, nur die Basis des nittleren Teiles dichter und gröber punktiert; postcoxale Fläche sehr gross, is gegen das distale Drittel des Segments zu reichend.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine kaum erweitert.

Aedoeagus (Abb. 28 und 29) schwach sklerotisiert, 0,26—0,29 mm lang. Basalkapsel sehr klein, ihre distale Wand relativ hoch, senkrecht. Distalteil es medianen Lobus sehr lang, schlank, fast doppelt so lang wie die Basalkapsel, bgesehen von basalen und apikalen Teil fast parallelseitig, sehr leicht schräg entralwärts gebogen. Parameren lang und breit, weit hinter die Spitze des nedianen Lobus ragend, bei Lateralansicht bis gegen das distale Drittel fast arallelseitig, dahinter erweitert, am Ende breit abgerundet; bei Dorsalansicht inter der Basis am schmälsten, ihr innerer und äusserer Rand leicht gewellt, istale Hälfte des Innenrandes leichter sklerotisiert. Innensack einfach, lang nd schlank, mit sehr schlankem Flagellum.

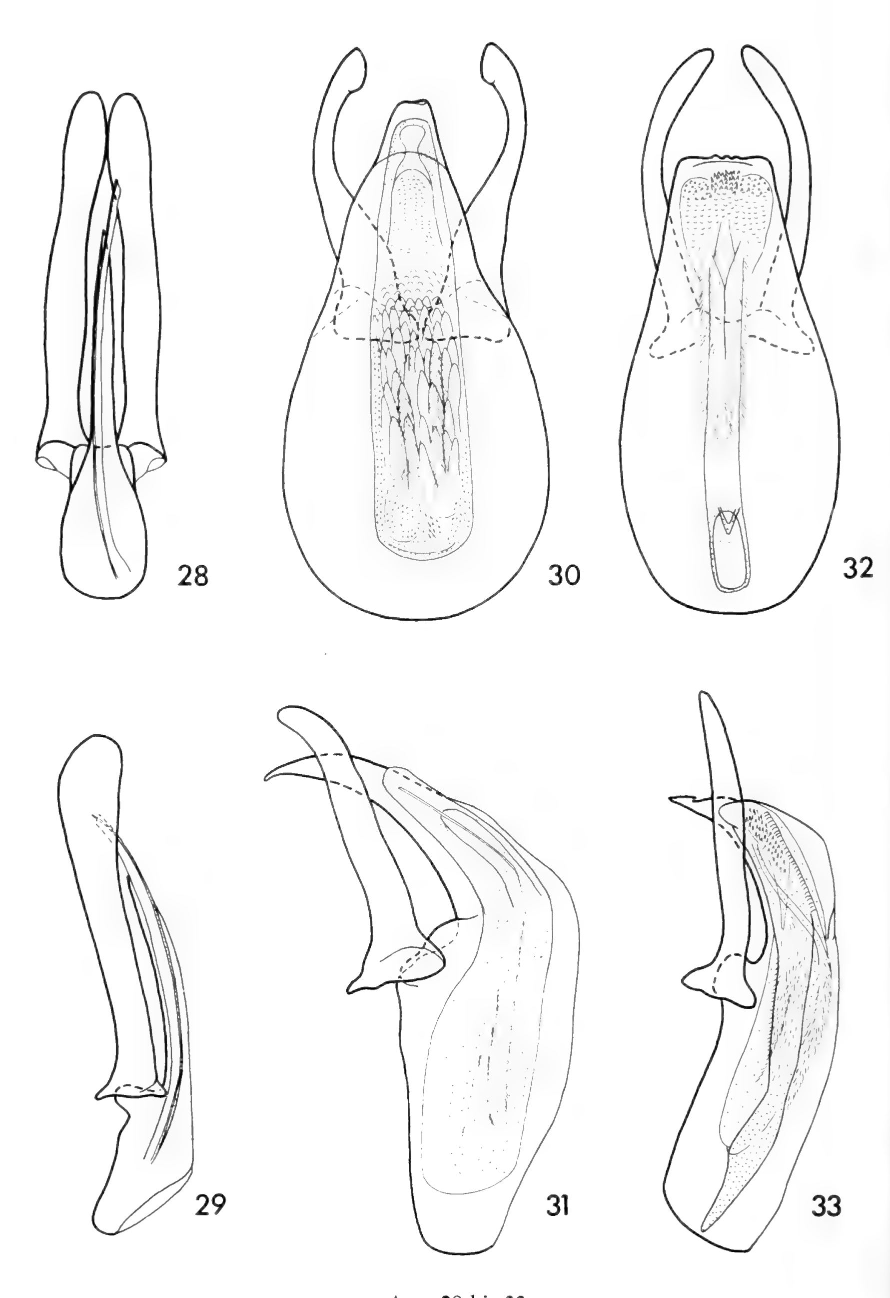


ABB. 28 bis 33.

Aedoeagi von *Scaphisoma*.
28. *perbrincki* sp. n., Diyaluma Falls, Dorsalansicht; 29. id. Lateralansicht; 30. *egregium* sp. n., Wellawaya, Dorsalansicht; 31. id. Laretalansicht; 32. *rarum* sp. n., Nedunleni, Dorsalansicht; 33. id. Lateralansicht.

Untersuchtes Material: **Central:** Hanguranketa, 750 m, 1 ♀ an einem stark erpiltzen alten Strunk (Exp. Genf); über Talatuoya, 850 m, 1 ♀ gesiebt in einem Valdrest (Exp. Genf). **Uva:** Diyaluma Falls, etwa 400 m, 1 ♂ (Holotypus) esiebt im faulenden Laub unterhalb des Wasserfalles (Exp. Genf). **Southern:** Iiniduma, 32 km NNW von Galle, 1 ♂ an einem Stamm in einem Sumpf Exp. Lund).

Scaphisoma egregium sp. n.

Iolotypus ♂: Wellawaya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,5 mm. Färbung dunkelbraun. Fühler ziemlich kurz, ab dem 6. Glied abgeplattet; das 4. Glied mässig schlank, fast doppelt so lang wie das .; das 5. viel breiter als das 4., ebenso lang wie das 3. und 4. zusammen; das 6. leutlich breiter und ein wenig länger als das 5.; das 8. etwa so lang wie das 6. ınd 2,8 mal länger als breit; das 11. um $^1/_4$ länger als das vorhergehende. Halschild spärlich und sehr fein, bei × 20 Vergrössung kaum sichtbar punktiert.)istalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken ziemlich dicht und besonlers vorne fein, jedoch viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand ast gerade; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand etwas erhaben; Nahtgegend flach, eingedrückt, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen tief, verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel nit der Naht, biegen vorne leicht nach aussen, enden neben dem Halsschillappen knapp am Basalrand der Flügeldecken. Pygidium ohne Mikroskulptur, ın der Basis ein wenig feiner als der Apex der Flügeldecken, distalwärts viel einer punktiert. Met-Episternen ziemlich stark proximalwärts verjüngt, Innenand leicht konvex. Metasternum an den Seiten sehr spärlich und sehr fein ounktiert, zwischen den Hinterhüften etwas eingedrückt und dichter und gröber ounktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, an den Seiten ein venig dichter und gröber punktiert als die Seiten des Metasternums; postoxale Fläche klein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 30 und 31) ziemlich stark sklerotisiert, 0,56 mm lang. Basalkapsel gross, etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand niedrig, oeiderseits von einer Wölbung überdeckt. Distalteil des medianen Lobus lang, eicht ventralwärts gebogen, allmählich verjüngt, die Spitze dünn und stärker gebogen, Ventralwand konkav, Dorsalseite schwach sklerotisiert. Parameren ım breitesten in der basalen Hälfte, bei Lateralansicht distalwärts nur leicht verjüngt und am Ende schräg ventralwärts gebogen, bei Dorsalansicht gegen lie distale Hälfte zu stark verjüngt, am Ende wieder erweitert. Innensack sehr ang, kompliziert, ohne Flagellum oder andere Sklerite.

Untersuchtes Material: **Uva:** über Wellawaya, 300 m, 1 ♂ (Holotypu gesiebt im Wald (Exp. Genf).

Scaphisoma rarum sp. n.

Holotypus ♂: Nedunleni/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,6 mm. Färbung rötlich braun. Fühler mässig lang, ab dem 6. Glie abgeplattet; das 4. Glied schlank, fast 2,4 mal länger als das 3.; das 5. ein weni breiter und gut 1,2 mal länger als das 4., kürzer als das 3. und 4. zusammer das 6. ein wenig länger als das 5.; das 8. etwas kürzer als das 6. und etwa 2,8 m länger als breit; das 11. sehr gross, etwa um $\frac{1}{3}$ länger als das vorhergehend Halsschild spärlich und sehr fein, bei $\times$ 20 Vergrössung kaum sichtbar punktier Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne ähnlich wie der Halsschil sehr fein, sonst gröber, jedoch ausgesprochen fein punktiert; Apikalrand leicl abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt etwas vor dem Niveau der Aussenwinke Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen seicht, verlaufen ab de medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne nach ausse werden feiner und gehen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, knap vor dem äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken endend. Pygidium m punktierter Mikroskulptur, ähnlich fein aber dichter als der Apex der Flügeldecke punktiert. Met-Episterna proximalwärts ziemlich stark verjüngt, Innenrand vorn und hinten leicht abgerundet, dazwischen gerade. Metasternum an den Seite spärlich und äusserst fein, im mittleren Teil dichter und gröber punktiert, zwische den Hinterhüften flach. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, dicl und grob punktiert; postcoxale Fläche sehr klein. Die folgende Sternite m deutlicher punktierter Mikroskulptur aber ohne normale Punktierung.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine merklich erweitert.

Aedoeagus (Abb. 32 und 33) stark sklerotisiert, 0,57 mm lang. Basalkaps gross, fast so lang wie die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig. Distaler Te des medianen Lobus bei Dorsalansicht apikalwärts nur leicht verjüngt, sei Apikalrand sehr breit, mit drei kleinen Tuberkeln; bei Lateralansicht ab de distaler Hälfte stärker ventralwärts gebogen und gegen die Spitze zu verjüng an der Oberseite vor der Spitze eine kleine Ausrandung; Ventralwand nich regelmässig konkav. Parameren schlank, weit hinter die Spitze des mediane Lobus ragend, leicht schräg ventralwärts gerichtet, abgesehen von der Basis fas gleichmässig breit, bei Lateralansicht im distalen Drittel gegen das Ende zu leich verjüngt; bei Dorsalansicht vor dem distalen Viertel leicht verjüngt. Innensac sehr lang, ohne Flagellum oder besondere Sklerite, im basalen Teil schlanker un ein wenig stärker sklerotisiert.

Untersuchtes Material: **Northern:** Nedunleni, 1 ♂ (Holotypus) gesiebt in Wald (Exp. Genf).

Scaphisoma impar sp. n.

Iolotypus ♂: Inginiyagala/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4 mm. Färbung rötlichbraun. Fühler kurz, ab dem 5. Glied abge-)lattet; das 4. Glied auffallend klein, nicht länger als das 3.; Glieder 5 und 6 ;leicht breit, das 5. etwa um ⅓ länger als das 3. und 4. zusammen, das 6. ein venig kürzer als das 5.; das 8. klein, schmäler und kürzer als das 6., kaum doppelt o lang wie breit; das 11. ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild pärlich und sehr fein, bei × 50 Vergrössung nur an der Basis deutlich sichtbar)unktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken spärlich und sehr fein, ın der Basis ähnlich wie der Halsschild, sonst merklich gröber punktiert; Apikal-and gerade; apikaler Innenwinkel liegt im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend n der distalen Hälfte leicht dachförmig erhaben, davor flach, mit einer Punkt-eihe; Nahtstreifen seicht, verlaufen proximalwärts parallel mit der Naht,)iegen vorne nach aussen, enden ein wenig ausserhalb der Mitte der Basalbreite ler Flügeldecken. Pygidium sehr fein und spärlich punktiert, ohne Mikroskulptur. Met-Episterna ziemlich stark proximalwärts verjüngt, Innenrand leicht konvex. Metasternum zwischen den Hinterhüften kaum eingedrückt, regelmässig sehr fein ınd spärlich punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, an den ;eiten etwas gröber, sonst ähnlich wie das Metasternum punktiert; postcoxale läche klein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine etwas erweitert.

Aedoeagus (Abb. 34 und 35) mässig stark sklerotisiert, 0,44 mm lang. ßasalkapsel klein, nur ein wenig länger als breit, kürzer als die Parameren, ihre)istalwand hoch, über der Paramerenbasis senkrecht, dann gebogen. Distalteil es medianen Lobus asymmetrisch, stark ventralwärts gebogen, bei Dorsalansicht reit, distalwärts kaum verjüngt, mit leicht konkavem rechten und leicht konvexem nken Seitenrand; bei Lateralansicht viel schlanker, am Ende zu einer schmalen pitze verjüngt. Parameren ein wenig hinter die Spitze des medianen Lobus agend, nach innen gebogen, in der distalen Hälfte erweitert, der Innenrand dort ichter sklerotisiert und dünner. Innensack einfach, schlauchförmig, mit kurzem, chlanken Flagellum, ausgestülpt liegt der distale Teil in einem membranösen Sack.

Untersuchtes Material: **Uva:** Inginiyagala, 1 ♂ (Holotypus) unter Rinde Exp. Genf).

Scaphisoma nietneri sp. n.

Iolotypus ♂: Puliyan Kulam/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,5—1,7 mm. Färbung rötlichbraun, Flügeldecken am Apex heller, is gelbbraun. Fühler ziemlich lang, ab dem 7. Glied abgeplattet; das 4. Glied

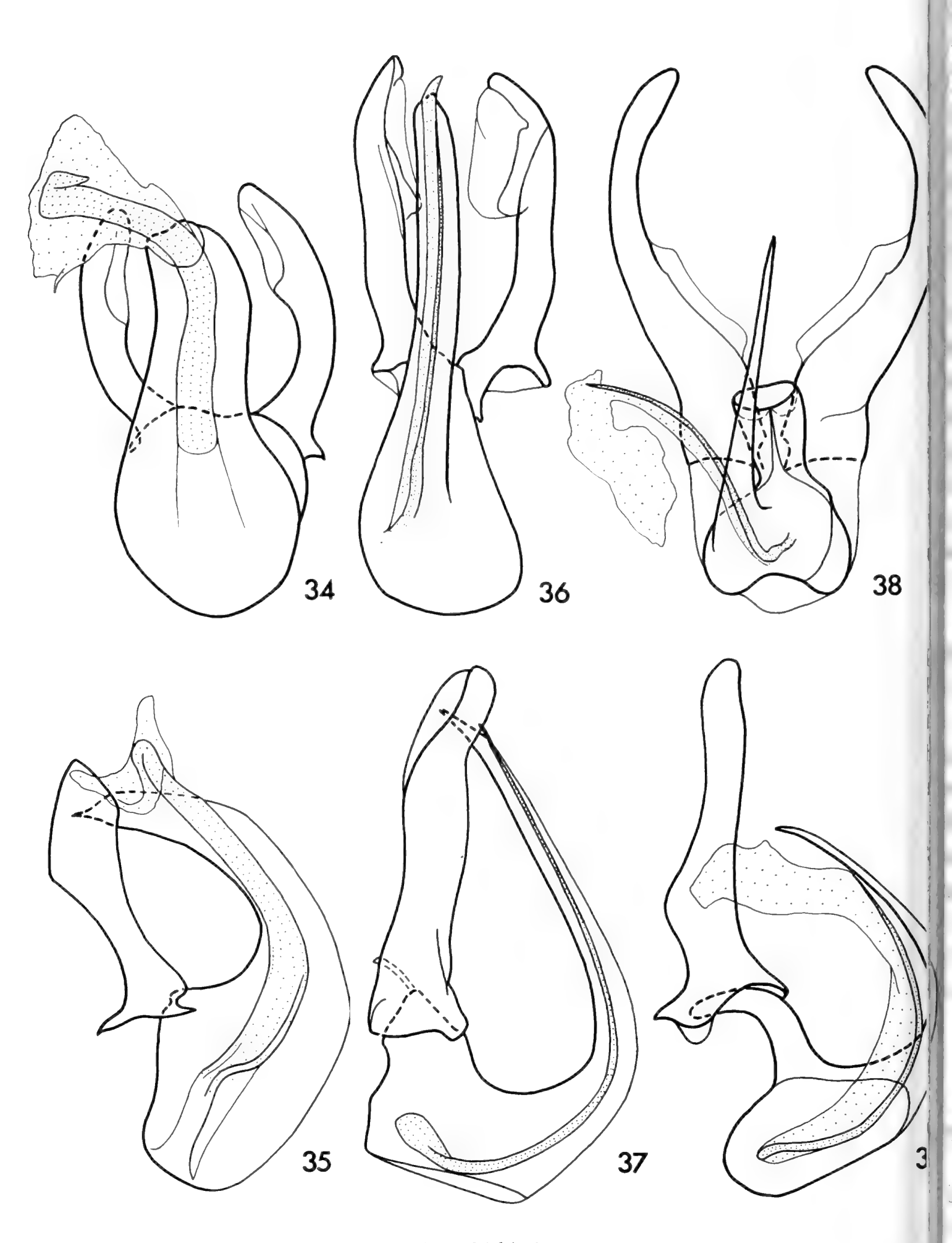


ABB. 34 bis 39.

Aedoeagi von *Scaphisoma*.
34. *impar* sp. n., Inginiyagala, Dorsalansicht; 35. id. Lateralansicht; 36. *nietneri* sp. n., Puliya Kulam, Dorsalansicht; 37. id. Lateralansicht; 38. *besucheti* sp. n., Kandy, Dorsalansicht 39. id. Lateralansicht.

chlank, 3 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 gleich breit, nut etwas breiter als as 4., das 5. ein wenig länger als das 4., deutlich kürzer als das 3. und 4. zusammen, as 6. ebenso lang oder etwas länger als das 4.; das 8. etwas kürzer bis so lang wie as 4. und etwa 3,5 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger als das vorherehende. Halsschild spärlich und sehr fein, bei × 25 Vergrössung kaum deutlich ichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken spärlich und ehr fein, jedoch merklich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand etwa erade; apilaker Innenwinkel liegt im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend in er distalen Hälfte leicht erhaben, sonst flach, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen eicht, verlaufen proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne nach aussen, ähern sich in einem leichten Bogen dem Basalrand der Flügeldecken zu, neben em Halsschildlappen, knapp am Basalrand, endend. Pygidium ohne Mikrokulptur, fein und ziemlich spärlich punktiert. Met-Episterna proximalwärts iässig verjüngt, Innenrand, ausser dem distalen Ende, gerade. Metasternum wischen den Hinterhüften leicht eingedrückt, regelmässig sehr fein und spärlich unktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, wie das Metasternum unktiert; postcoxale Fläche klein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine deutlich erweitert.

Aedoeagus (Abb. 36 und 37) schwach sklerotisiert, 0,52 mm lang. Basalapsel klein, senkrecht gestellt, gegen die Basis der Parameren verlängert und ck. Distalteil des medianen Lobus leicht asymmetrisch, sehr lang und schlank, el länger als die Parameren, im basalen Teil schräg dorsalwärts gerichtet, ahinter schräg ventralwärts umgebogen, am Ende zugespitzt. Parameren bei ateralansicht viel breiter als bei Dorsalansicht, leicht gewellt, ein wenig hinter e Spitze des medianen Lobus reichend, im distalen Teil die Innenseite plötzlich weitert, sehr dünn und schwach sklerotisiert. Innensack einfach, sehr lang und hlank, mit langem, geraden Flagellum.

Untersuchtes Material: **Northern:** etwa 3 km NE von Puliyan Kulam, ♂♂ (Holotypus) und 1 ♀ gesiebt im Wald. **North Central:** Medawachchiya, wa 3 km nördlich vom Dorf, 2 ♀♀ gesiebt im Wald. Alles Exp. Genf.

Scaphisoma besucheti sp. n.

olotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4—1,6 mm. Färbung schwarzbraun bis schwarz, apikales Sechstel s Viertel der Flügeldecken mit braunen oder gelbbraunen, an den Seiten weiter oximalwärts reichenden Streifen. Fühler mässig lang, ab dem 7. Glied abgeattet; 4. Glied schlank, etwa 3 mal länger als das 3.; das 5. etwas breiter und nger als das 4.; das 6. etwas kürzer bis ebenso lang, ein wenig breiter als das 5.; s 8. kürzer als das 6., etwa 2,5 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger als

das vorhergehende. Halsschild ziemlich dicht und fein, bei × 20 Vergrössung gu sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht un fein, viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand gerade; apilake Innenwinkel liegt vor dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand hinten etwa erhaben; Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen mässig tief verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne nach aussen, werden feiner und enden vor der Mitte der Basalbreite de Flügeldecken. Pygidium ohne Mikroskulptur, am basalen Teil ähnlich fein wi die Flügeldecken, apikalwärts viel feiner punktiert. Met-Episterna proximalwärt ziemlich stark verjüngt, Innenrand gerade, Metasternum zwischen den Hinter hüften beiderseits kaum eingedrückt, dort dicht und fein punktiert, sonst vie feiner und sehr spärlich punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur wie der überwiegende Teil des Metasternums sehr fein und sehr spärlich, nur a der Basis des mittleren Drittels dichter und gröber punktiert; postcoxale Fläch klein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 38 und 39) mässig stark sklerotisiert, 0,39—0,44 mm lang Medianer Lobus asymmetrisch; basale Kapsel klein, schräg dorsalwärts gerichtet mit stark verlängter, hackenförmiger Apophyse (Lateralansicht), die die Parameren trägt. Distalteil des medianen Lobus sehr schlank, im basalen Drittel noch schräg dorsalwärts gerichtet, dahinter ventralwärts gebogen, im distalen Drittel, ausse der Spitze, parallelseitig. Parameren breit, weit hinter die Spitze des medianen Lobus reichend, bei Lateralansicht, abgesehen von der Basis, am breitesten knapp vor dem medialen Drittel, dort etwa doppelt so breit wie in den distalen zwe Fünftel; bei Dorsalansicht gegen die distale Hälfte zu verjüngt, die Innenseite durch eine sehr leicht sklerotisierte Lamelle, die etwas hinter der Mitte der Para merenlänge endet, erweitert. Innensack ein wenig hinter die Basalkapsel ausragend membranös, am Ende erweitert und unregelmässiger Form, mit einfachem schlanken und langen Flagellum.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, etwa 600 m, 19 ♂♂ (Holotypus und 21 ♀♀ gesiebt im Wald in der Nähe des „Chalet Guesthouse" (Exp. Genf) Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 1 ♂ und 2 ♀♀ gesiebt im Urwald (Exp. Genf); Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees, etwa 700 m, 5 ♂♂ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Peradeniya, etwa 550 m, Wald in der Nähe der Landwirtschaftlichen Experimentellen Station, 3 ♂♂ und 4 ♀♀ gesiebt (Exp. Genf) **Uva:** Inginiyagala, 1 ♂ unter Rinde und 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf). **Eastern** Gal Oya, 22,5 km östlich von Bibile, 100 m, 1 ♀ gesibt (Exp. Lund).

Scaphisoma spurium sp. n.

olotypus ♂: Bibile/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4—1,5 mm. Färbung dunkel bis schwarzbraun. Fühler mässig lang, ɔ dem 7. Glied abgeplattet; das 4. Glied schlank, 2,4—2,6 mal länger als das 3.; ıs 5. etwas breiter und merklich länger als das 4., kürzer als das 3. und 4. zusam-en; das 6. ein wenig breiter und kürzer als das 5., länger als das 4.; das 8. etwas irzer bis so lang wie das 6., etwa 3 mal länger als breit; das 11. etwa 1,3 mal nger als das vorhergehende Glied. Halsschild spärlich und sehr fein, bei × 20 Ver-össung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken cht und fein, viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand fast gerade; ɔikaler Innenwinkel liegt etwas hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand der distalen Hälfte erhaben; Nahtgegen flach, mit einer Punktreihe; Naht-reifen tief, verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der aht, biegen vorne leicht nach aussen und werden feiner, enden neben dem alsschildlappen knapp am Basalrand der Flügeldecken. Pygidium ohne Mikro-ulptur, an der basalen Hälfte ähnlich wie die Flügeldecken, apikalwärts viel ner und auch spärlicher punktiert. Met-Episterna ziemlich stark proximal-irts verjüngt, Innenrand bis auf den distalen Teil gerade. Metasternum zwischen n Hinterhüften kaum eingedrückt, distaler Teil des medialen Drittels sehr dicht d grob, die Seiten äusserst fein und spärlich punktiert. Das 1. freiliegende ɛrnit ohne Mikroskulptur, im mittleren Teil ähnlich wie das Metasternum ischen den Hinterhüften sehr dicht und grob, an den Seiten spärlich und sehr n punktiert; postcoxale Fläche klein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine deutlich erweitert.

Aedoeagus (Abb. 40 und 41) mässig stark sklerotisiert, 0,32 mm lang. ɛdianer Lobus asymmetrisch. Basalkapsel klein, an der Ventralseite in eine ativ grosse, breite, allmählich verjüngte Platte verzogen, die die Parameren gt. Distalteil des medianen Lobus sehr stark ventralwärts gebogen, bei Lateral-sicht allmählich verjüngt, bei Dorsalansicht fast gleichmässig breit, am Ende veitert. Parameren weit hinter die Spitze des medianen Lobus ragend, an der ıenseite durch eine schwach sklerotisierte und sehr dünne Lamelle erweitert. ıensack membranös, mit schlankem und langen, im basalen Teil umgebogenen ıgellum.

Untersuchtes Material: **Uva:** etwa 5 km NW von Bibile, 2 ♂♂ und 2 ♀♀ iebt im Wald (Exp. Genf).

Scaphisoma nigrofasciatum Pic

Scaphosoma nigrofasciatum Pic, 1915: 31. Holotypus ♂: Chambaganor/Indien (Mus. Paris).
Scaphosoma binotatum Achard; Achard, 1915: 292.
Scaphosoma binotatum Achard, ? varieta; Pic, 1916: 49.
Scaphosoma pictum Motschulsky, forma; Scott, 1922: 222, Pl. 20, Fig. 18, Pl. 21, Fig. 19, 19 *a*.
Scaphisoma pictum Motschulsky; Vinson, 1943: 189, Fig. 9 und 10 *a*, *b*.

Diese nach einem einzigen Exemplar beschriebene Art wurde mehrmals unrichtig gedeutet. Pic (1915: 31) verglich sie mit *binotatum* was offenbar Achard (1915: 292) veranlasste, beide Arten zu synonymisieren. Damit war Pic (1916: 49) nicht einverstanden und meinte, dass *nigrofasciatum* „...constitue, sinon une espèce propre, au moins une variété valable de S. binotatum Achard". In der Wirklichkeit sind beide völlig distinkt. Die echte *nigrofasciatum* von Ceylon hielt Achard für eine neue Art, die er *ceylonense* nannte (nom. in coll.). Diese war für Scott nur eine Form von *pictum* und die mit ihr identischen Belege von den Seychellen beschrieb er als „pictum, forma". Schliesslich bestimmte Vinson, den Angaben Scott's folgend, die Exemplare von Mauritius, die er dort aufgesammelt hatte, auch als *pictum*.

Länge 1,4—1,55 mm. Färbung hellbraun, Halsschild mit zwei unregelmässig breiten, dunklen Längsstreifen, die manchmal auf kleine Flecken reduziert sind oder überhaupt fehlen. Flügeldecken an der Basis, an den Seiten, in der Nähe der Naht und an einem breiten, hinter der Mitte der Flügeldeckenlänge verlaufenden queren Streifen dunkelbraun bis schwarz. Mesosternum mit den Epimeren und Episterna und Metasternum mit den Epimeren ebenfalls dunkel. Fühler lang, ähnlich wie bei *pictum* ausgebildet, nur ein wenig kürzer; das 8. Glied etwa 4,5—5 mal länger als breit. Halsschild dicht, bei × 10 Vergrössung sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand hinten leicht erhaben; Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe, vorne noch mit einigen zusätzlichen Punkten; Nahtstreifen mässig tief, verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne leicht nach aussen und enden seitlich des Halsschildlappens. Pygidium runzelig mikroskulptiert, spärlich und sehr fein punktiert. Met-Episterna breit, proximalwärts mässig stark verjüngt, Innenrand fast gerade. Metasternum zwischen den Hinterhüften eingedrückt, dort sehr dicht und ziemlich grob punktiert, zwischen den Hinter- und Mittelhüften ist die Punktierung ähnlich grob aber spärlicher, die Seiten bis auf eine sehr dichte Punktreihe vor den Hinterhüften noch viel feiner und spärlicher punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, an den Seiten sehr spärlich und

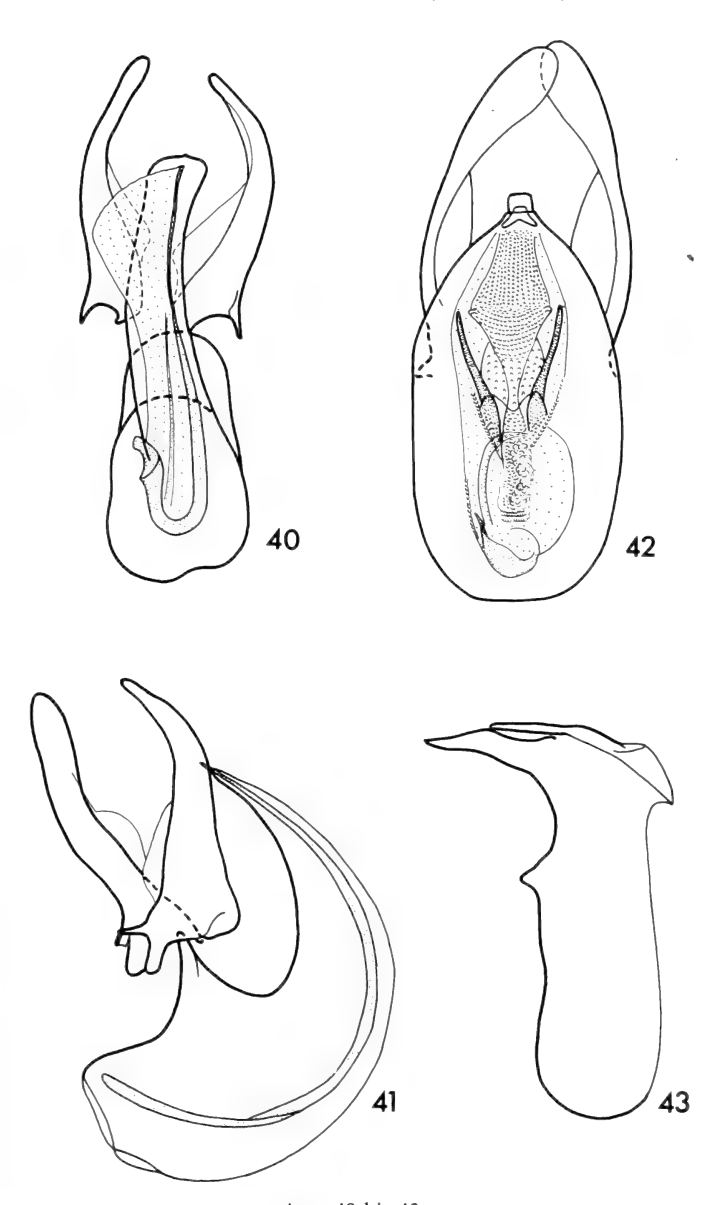


ABB. 40 bis 43.

Aedoeagi von *Scaphisoma*.

). *spurium* sp. n., Bibile, Dorsalansicht; 41. id. Lateralansicht; 42. *nigrofasciatum* Pic, Hangu-
nketa, Dorsalansicht; 42. id. Medianlobus ohne Parameren und inneren Sack, Lateralansicht.

:hr fein, im medialen Drittel dichter und gröber punktiert; postcoxale Fläche klein.

♂: Lappen des 6. freiliegenden Sternits ähnlich aber kleiner als bei *anale*.
arsenglieder 1—3 der Vorderbeine stark, der Mittelbeine leicht erweitert.

Aedoeagus (Abb. 42 und 43) stark sklerotisiert, 0,73—0,80 mm lang, im Prinzip ähnlich jenen von *pictum*. Distalteil des medianen Lobus senkrecht rerichtet. Dorsalwand stark sklerotisiert, kurz und flach. Ventralwand hinter der Basis der Parameren stark konkav, ähnlich wie bei *pictum* verjüngt und weit ventralwärts des Distalrandes der Dorsalwand ragend. Paramern ähnlich wie bei *pictum* aber viel schlanker. Innensack mit zwei auffallenden, stark sklerotisierten, schlanken Stücken.

Untersuchtes Material: **Indien. Madura:** Chambaganur, 1 Ex. (Holotypus). „Bengalien" 1 Ex. (Nietner). — **Ceylon.Central:** Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees, etwa 700 m, 1 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Mahaweli Ganga, 11 km von Kandy, etwa 450 m, 1 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Mululla, etwa 700 m, Wald über dem Dorf, 1 Ex. gesiebt (Exp. Genf); Talatuoya, etwa 850 m, 5 Ex. gesiebt im Waldrest (Exp. Genf); Peradeniya, etwa 550 m, in der Nähe der Landwirtschaftlichen Experimentellen Station, 1 Ex. gesiebt im Wald (Exp. Genf); Hanguranketa, etwa 750 m, 24 Ex. an einem stark verpilzten alten Strunk (Exp. Genf). **Western:** Colombo, 1 Ex. (Simon). **Southern:** Hiniduma, 32 km NNE von Galle, 5 Ex. am einem Stamm in einem Sumpf (Exp. Lund). „Ceylon" 1 Ex. (Lewis). — **Mauritius.** Rose Hill, 2 Ex. (Vinson); Moka, 1 Ex. (Vinson). — **Seychelles.** Mahé, 3 Ex. (Exp. Percy Sladen). — **La Réunion.** Umg. von St. Paul, 2 Ex. (Franz).

Scaphisoma pictum Motschulsky

Scaphisoma pictum MOTSCHULSKY, 1863: 435. Lectotypus ♂: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus. Moskau).

Die zwei Syntypen in der Sammlung Motschulsky sind ♂♂ und bezettelt „Ind. or. Mt. N.". Ein, besser erhalenes Exemplar gesigniere ich als Lectotypus, das zweite als Paralectotypus.

Länge 1,55—1,8 mm. Färbung hellbraun, Halsschild mit zwei dunkelbraunen bis schwarzen, verschieden langen und breiten, vom Basalrand ausgehenden Längsstreifen. Flügeldecken an den inneren zwei Dritteln des Basalrandes, an der Nahtgegend und ein wenig ausserhalb der Nahtstreifen gegen das apikale Drittel bis Fünftel zu, an den Seiten und an einer ziemlich grossen, vor dem apikalen Fünftel der Flügeldeckenlänge endenden Fläche dunkelbraun bis schwarz. Oft ist auch das Mesosternum und Metasternum mit den Epimeren und Episternen, seltener auch der überwiegende Teil des 1. freiliegenden Sternits dunkel.

Fühler lang, ab dem 7. Glied abgeplattet; das 4. Glied sehr schlank, 2,5—3 mal länger als das 3.; das 5. etwas breiter und 1,7—1,8 mal länger als das 4.; das 6. ein wenig breiter und kürzer als das 5. jedoch mindestens so lang wie das 3. und 4. zusammen; das 8. ebenso breit und etwas kürzer als das 6., etwa 5—5,5 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger als das vorhergehende.

[alsschild dicht, bei × 10 Vergrössung sichtbar punktiert. Distalteil des Scutelıms freileigend. Flügeldecken dicht und viel gröber als der Halsschild punktiert; .pikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der .ussenwinkel; Nahtgegend hinten leicht erhaben oder ganz flach, vorne unregelıässig punktiert, dahinter mit einer Puntreihe; Nahtstreifen tief, ab dem apikalen 'iertel parallel mit der Naht verlaufend, biegen vorne leicht nach aussen und ıden seitlich des Halsschildlappens, knapp am Basalrand der Flügeldecken. 'ygidium runzelig mikroskulptiert, sehr fein und spärlich punktiert. Metpisterna proximalwärts ziemlich stark verjüngt, Innenrand vorne gerade, sonst :icht konvex. Metasternum zwischen den Hinterhüften leicht eingedrückt, dort :hr dicht und auch gröber, sonst sehr spärlich und sehr fein punktiert, nur in iner Linie vor den Hinterhüften grössere Punkte. Das 1. freiliegende Sternit unzelig mikroskulptiert, sehr spärlich und fein punktiert; postcoxale Fläche lein.

♂: Lappen des 6. freiliegenden Sternits gross, breit, gerade abgestutzt. 'arsenglieder 1—3 der Vorder- und Mittelbeine stark erweitert.

Aedoeagus (Abb. 44 und 45) stark sklerotisiert, 0,98—1,09 mm lang. Basalapsel gross und dick. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus pikalwärts stark verjüngt, am Ende erweitert und eine kreisförmige Fläche ildend; Ventralwand stark ventralwärts gebogen, am Ende senkrecht gerichtet. 'arameren sehr breit, abgesehen von ihrer Basis und dem oberen Teil sehr dünn. nnensack kompliziert, ohne Flagellum, mit einem basalen, stark sklerotisierten, chräg gebogenen Zähnchen und zwei grossen medialen Stücken die über einer einen, am distalen Rand ausgeschnittenen Platte liegen.

Untersuchtes Material: **Northern:** 3 km NE von Puliyan Kulam, 6 Ex. an erpiltzen Rinde (Exp. Genf); Nedunleni, 5 Ex. an einem verpiltzen Stamm Exp. Genf). **North Central:** Habarane, 1 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Mihintale, Ex. unter Rinde (Exp. Genf); 5 km südlich von Minneriya, 1 Ex. unter Rinde Exp. Lund). **Central:** Kandy, etwa 600 m, Wald in der Nähe des „Chalet Guestouse", 1 Ex. an einem verpiltzen Stamm; (Exp. Genf); Kandy, Hügeln an der üdseite des Stausees, etwa 700 m, 2 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Mahaweli Ganga, 11 km von Kandy, etwa 450 m, 2 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Dambulla, Ex. gesiebt im Wald (Exp. Genf); Mululla, etwa 600 m, 1 Ex. unter Rinde und Ex. gesiebt im Wald über dem Dorf, etwa 750 m (Exp. Genf); Peradeniya, Botanischer Garten, 1 Ex. an einem Stamm mit Pilzen (Exp. Genf); Hasalaka bei Veragamtota, etwa 250 m, 2 Ex. an einem verpilzten Strunk (Exp. Genf); Talauoya, etwa 850 m, 3 Ex. gesiebt im Waldrest (Exp. Genf); Hanguranketa, etwa 50 m, 26 Ex. an stark verpilztem alten Strunk (Exp. Genf); Nuwara Eliya, 2 Ex. Lectotypus) (Nietner). **Western:** Colombo, 1 Ex. (Simon). **Uva:** über Wellawaya, 00 m, 1 Ex. gesiebt im Wald (Exp. Genf); Inginiyagala, 4 Ex. unter Rinde (Exp. Genf). **Eastern:** Kantalai, 9 Ex. unter verpilzte Rinde (Exp. Genf); 10 km östlich

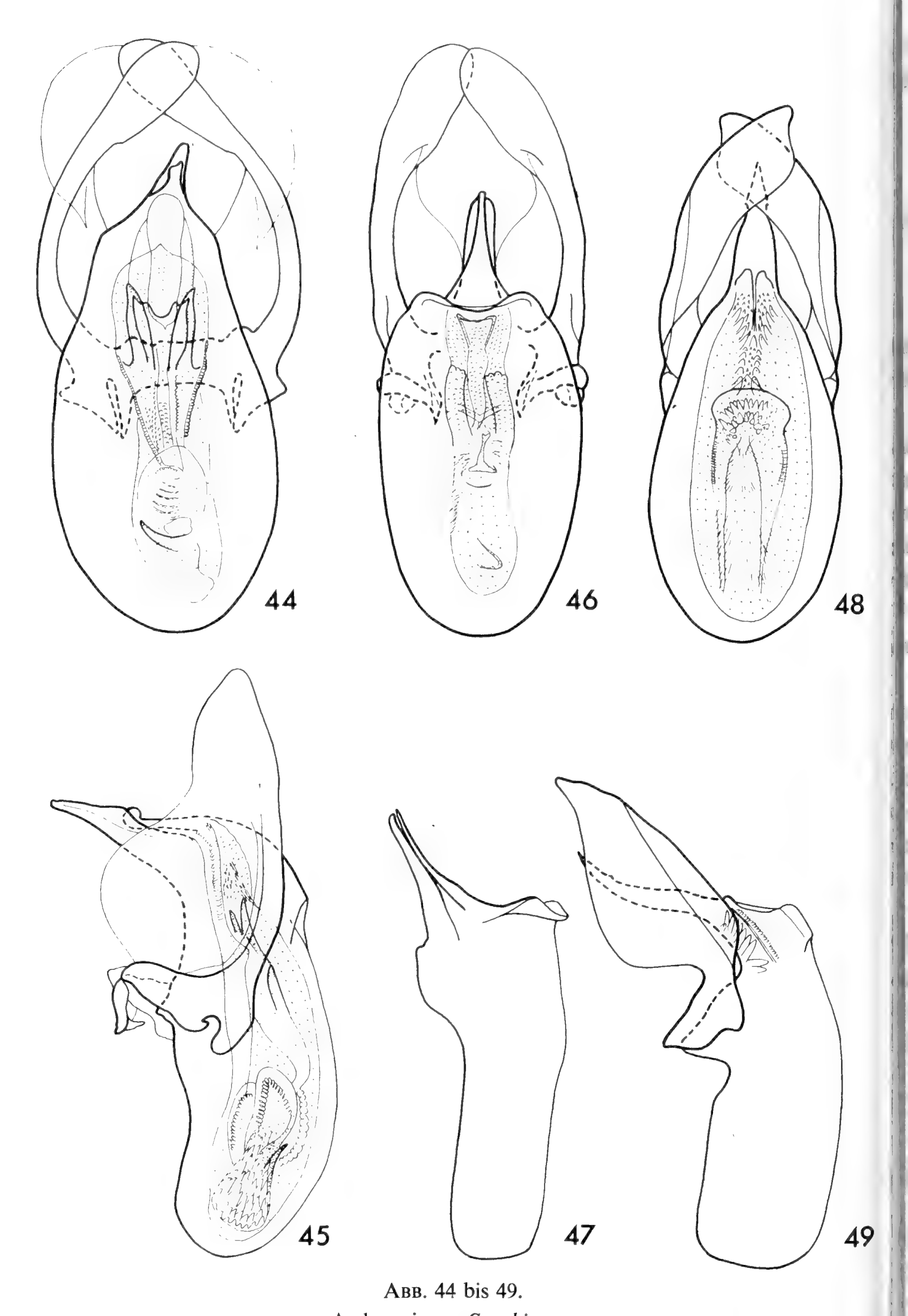


Abb. 44 bis 49.

Aedoeagi von *Scaphisoma*.
44. *pictum* Motsch., Lectotypus, Dorsalansicht; 45. id. Kandy, Lateralansicht; 46. *anale* Motsch., Holotypus, Dorsalansicht; 47. id. Medianlobus ohne Parameren und inneren Sack, Lateralansicht; 48. *mussardi* sp. n., Kandy, Dorsalansicht; 49. id. Lateralansicht.

on Inginiyagala, 1 Ex. an einem Strunk (Exp. Genf). **Southern:** Galle, 1 Ex. Lewis). „Ceylon“ 2 Ex. (Lewis) und 1 Ex. nur „Ceylon“.

Scaphisoma anale Motschulsky

'caphisoma anale MOTSCHULSKY, 1863: 434. Holotypus ♂: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus Moskau).

Der Art *pictum* sehr ähnlich und nahe verwandt, weicht durch die Form er Flügeldecken bei den ♀♀ und durch deren Färbung, durch die ein wenig ɜinere Punktierung der Oberseite und durch die Form des Aedoeagus.

Die Flügeldecken sind wie bei *pictum* an den Seiten und an der Nahtgegend unkel, an der Basis aber in der Regel bis auf einen kleinen länglichen Fleck hell, ur ausnahmsweise zwischen diesem Fleck und der Naht auch dunkel. Der grössere nittlere Fleck ist isoliert oder mit der dunklen Nahtgegend verbunden, nie mit lem seitlichen dunklen Streifen. Apikalrand der Flügeldecken sind bei den ♂♂ ast gerade abgestutzt, bei den ♀♀ ist der innere Apikalwinkel leicht verlängert.

♂: Lappen des 6. freiliegenden Sternits schmäler als bei *pictum*, sein Apikal-and abgerundet. Tarsenglieder 1—3 der Vorder- und Mittelbeine stark erweitert.

Aedoeagus (Abb. 46 und 47) stark sklerotisiert, 1,05—1,20 mm lang, weicht 'on *pictum* besonders durch die Form des distalen Teiles des medianen Lobus ınd des Innensackes ab. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus viel chlanker, vor dem Ende parallelseitig und ragt ein wenig über die breite, nur eicht ventralwärts gerichtete, bei Dorsalansicht lamelleförmige Ventralwand. nnensack mit einem mittleren, kleinen, umgekehrt T-förmigen Sklerit, der ːwischen der Basis von zwei länglichen Säckchen endet.

Untersuchtes Material: **Central:** Nuwara Eliya, 1 Ex. (Holotypus) (Nietner); Dikoya, 3800—4200 ft., 5 Ex. (Lewis); Kandy, Wald in der Nähe des „Chalet Guesthouse“, etwa 600 m, 3 Ex. unter Rinde (Exp. Genf); Talatuoya, 1000 m, . Ex. unter faulendem Laub (Exp. Genf). „Ceylon“, 6 Ex. (Nietner) und 3 Ex. Lewis); 1 Ex. ohne nähere Angaben.

Scaphisoma mussardi sp. n.

Holotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,5—1,6 mm. Färbung rötlich bis dunkelbraun. Fühler lang, ab dem 7. Glied abgeplattet; das 4. Glied sehr schlank, 3,8—4 mal länger als das 3.; das 5. etwas breiter und länger als das 4.; das 6. etwa so breit wie das 5. und etwas kürzer als das 4.; das 8. etwas kürzer bis so lang wie das 6. und 4—4,7 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich

und fein, bei × 20 Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne viel spärlicher und ähnlich fein oder nur ein wenig gröber als der Halsschild, sonst viel gröber, jedoch noch ausgesprochen fein und mässig dicht punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt im oder hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen seicht, verlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen vorne etwas nach aussen und enden neben dem Halsschildlappen in der Nähe des Basalrandes der Flügeldecken. Pygidium runzelig mikroskulptiert und äusserst fein punktiert. Met-Episterna proximalwärts leicht verjüngt, Innenrand gerade. Metasternum zwischen den Hinterhüften eingedrückt, spärlich und sehr fein punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, ähnlich wie das Metasternum punktiert; postcoxale Fläche klein.

♂: Lappen des 6. freiliegenden Sternits ähnlich wie bei *nigrofasciatum.* Tarsenglieder 1—3 der Vorder- und Mittelbeine stark erweitert.

Aedoeagus (Abb. 48 und 49) stark sklerotisiert, 0,84—1,04 mm lang. Distalteil des medianen Lobus lang und schlank, seine Dorsalwand sehr kurz, flach, bei Dorsalansicht im Präparat nicht deutlich sichtbar Ventralwand im distalen Teil beiderseits plötlich leicht verjüngt, dahinter zugespitzt, bei Lateralansicht gebogen und allmählich verjüngt, mit einem winzigen Zähnchen vor dem Ende. Parameren im Prinzip wie bei anderen Arten der Gruppe *pictum*, aber mit einfacher Basis und am Ende der oberen Seite verlängert. Innensack im mittleren Teil mit einem Halbkreis von grösseren Zähnchen, in apikalen Teil mit eine Doppeltreihe von distalwärts gerichteten grösseren Zähnchen.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, etwa 600 m, Wald in der Nähe des „Chalet Guesthouse", 9 ♂♂ (Holotypus) und 10 ♀♀ gesiebt und 1 ♀ unter Rinde; Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 1 ♂ und 1 ♀ gesiebt im Urwald; Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees, etwa 700 m, 4 ♂♂ und 4 ♀♀ gesiebt im Wald; Mululla, etwa 750 m, 11 ♂♂ und 11 ♀♀ gesiebt im Wald über dem Dorf; Hanguranketa, 750 m, 1 ♂ an stark verpilztem alten Strunk. **Uva:** über Wellawaya, 300 m, 1 ♀ gesiebt im Wald. **Eastern:** Kantalai, 1 ♀ gesiebt im Wald in der Nähe des Resthouse. Alles Exp. Genf.

Scaphisoma anderssoni sp. n.

Holotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,05—1,15 mm. Färbung dunkelbraun, Flügeldecken, abgesehen von der Basis des Seitenrandes und der Nahtgegend, im basalen Drittel gelbbraun, apikales Drittel ganz gelbbraun. Fühler lang, ab dem 7. Glied abgeplattet; das 4. Glied schlank, 1,7 bis 2 mal länger als das 3.; das 5. etwas breiter und 1,7—

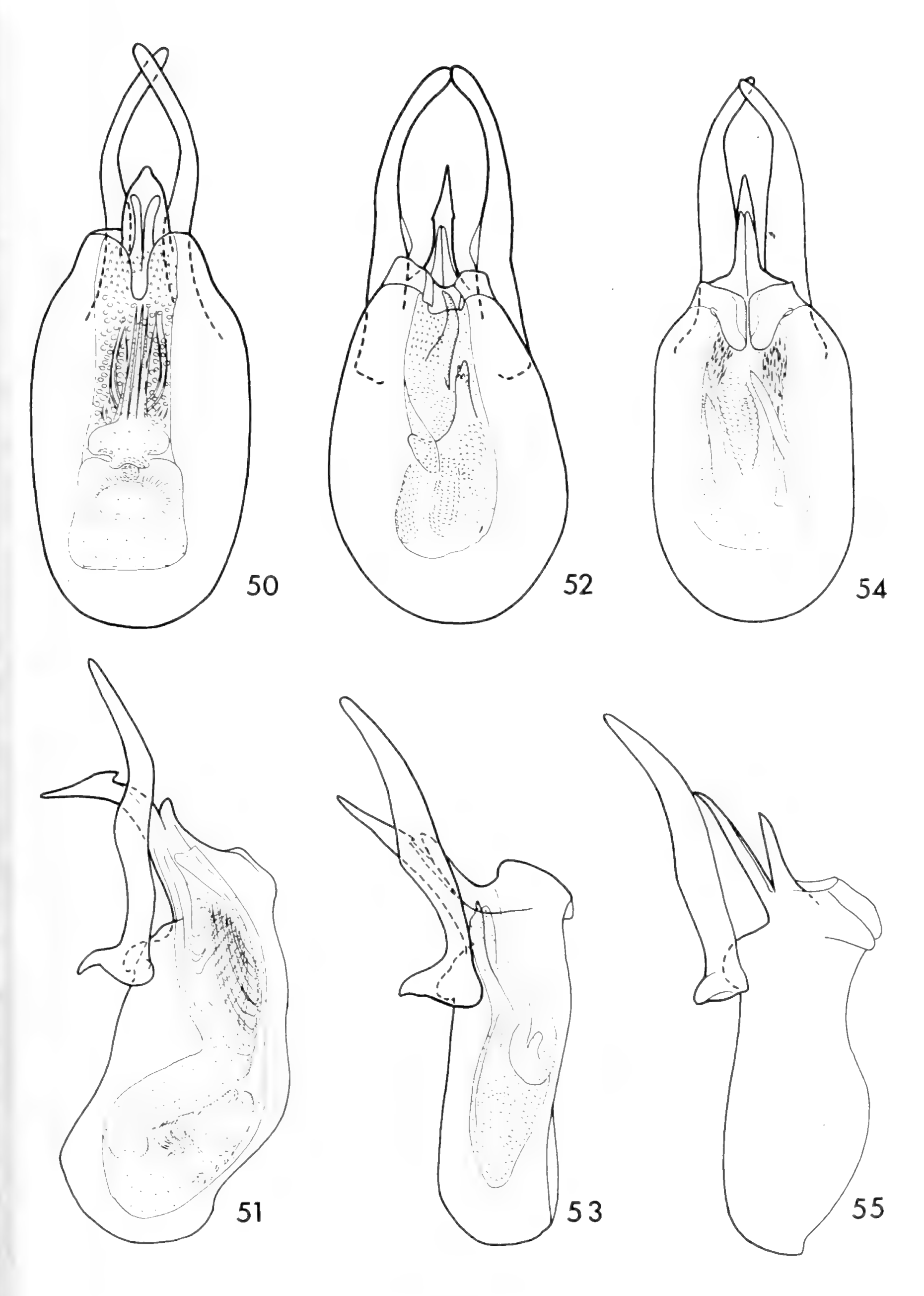


ABB. 50 bis 55.

Aedoeagi von *Scaphisoma*.
50. *anderssoni* sp. n., Kandy, Dorsalansicht; 51. id. Lateralansicht; 52. *cederholmi* sp. n., Peradeniya, Dorsalansicht; 53. id. Lateralansicht; 54. *obliquemaculatum* Motsch., Kandy, Dorsalansicht; 55. id. ohne inneren Sack, Lateralansicht.

1,8 mal länger als das 4.; das 6. etwa um ⅓ länger als das 4., deutlich kürzer unc breiter als das 5.; das 8. ebenso lang wie das 6. und 3—3,3 mal länger als breit; das 11. ziemlich länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und fein, bei × 20 Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht, am basalen Drittel sehr seicht und schlecht sichtbar, dahinter viel tiefer und ziemlich grob punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innen-winkle liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen seicht, verlaufen ab dem medialen Drittel proximal-wärts parallel mit der Naht, biegen vorne ein wenig nach aussen und enden knapp an den Seiten des Halsschildlappens. Pygidium sehr fein, bei × 200 Vergrössung deutlich sichtbar runzelig mikroskulptiert. Met-Episterna proximalwärts ziemlich stark verjüngt, Innenrand fast gerade. Metasternum zwischen den Hinterhüften ein wenig eingedrückt, dort dicht und gröber, sonst spärlich und sehr fein punk-tiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, spärlich und sehr fein nur die Basis des mittleren Teiles etwas gröber punktiert; postcoxale Fläche klein

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine kaum erweitert.

Aedoeagus (Abb. 50 und 51) mässig stark sklerotisiert, 0,46—0,48 mm lang Basalkapsel gross, an der Dorsalseite länger, an der Ventralseite kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hinter der Basis der Parameren sehr niedrig, schräg seitlich von einer Wölbung überdeckt, vordere Oberrand in der Mitte tief aus-gerandet. Dorsale Lamelle des distalen Teiles des medianen Lobus kurz, fast parallelseitig, am Ende etwas nach oben gebogen; Ventralwand schräg ventral-wärts gerichtet, hinter dem Niveau des Endes der dorsalen Lamellen stärker gebogen, bei Lateralansicht die Unterseite im apikalen Teil gerade, die Oberseite apikalwärts des Endes der dorsalen Lamellen zuerst fast parallel mit der Unter-seite, dahinter plötzlich erhaben, ein nach oben gerichtetes Zähnchen bildend von dort gegen die Spitze zu allmählich verjüngt. Bei Dorsalansicht ist der distale Teil des medianen Lobus breit, nur am Ende verjüngt. Parameren schlank, bei Lateralansicht ausser dem hinter das Niveau des medianen Lobus ragenden verjüngten Teiles gewellt, am breitesten im mittleren Teil, bei Dorsalansicht die distale Hälfte regelmässig schlank und nach innen gebogen. Innensack sehr kom-pliziert, ohne Flagellum, im mittleren Teil mit einer Reihe distalwärts verlaufender sehr schlanker und langer Rippen, die über eine andere Reihe von kürzeren und breiteren, schräg dorsal und distalwärts gerichteten Rippen verlaufen.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, Hügeln an der Südseite des Stausees etwa 700 m, 1 ♂ (Holotypus) und 2 ♀♀ unter Rinde (Exp. Genf). **Southern** Hiniduma, 32 km NNE von Galle, 2 ♂♂ am Stamm in einer Sumpf (Exp. Lund).

Mit dieser Art ist wahrscheinlich ein nicht reifes, gelb gefärbtes ♂ identisch dessen ganz weicher Aedoeagus durch die Präparation deformiert wurde. Fundort **Sabaragamuwa:** Ratnapura, gesiebt im Wald in der Nähe des Resthouse (Exp. Genf).

Scaphisoma cederholmi sp. n.

Iolotypus ♂: Peradeniya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4—1,45 mm. Färbung dunkelbraun bis schwarz, Flügeldecken mit inem grossen queren helleren rötlichbraunen Fleck, am apikalen Drittel gelb-raun. Fühler lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; das 4. Glied schlank, oppelt oder ein wenig mehr als doppelt so lang wie das 3.; das 5. etwa um ⅓ län-er und merklich breiter als das 4.; das 6. etwas länger und breiter als das 5.; as 8. kaum kürzer bis ebenso lang wie das 6. und 4 mal länger als breit; das 1. ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und sehr fein, ei × 25 Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums reiliegend. Flügeldecken spärlich und besonders vorne sehr fein, jedoch merklich röber als der Halsschild punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler nnenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand erhaben; Iahtgegend leicht eingedrückt, mit einer Punktreihe; Nahtstreifen mässig tief, erlaufen ab dem medialen Drittel proximalwärts parallel mit der Naht, biegen orne etwas nach aussen und enden seitlich dem Halsschildlappen, noch relativ eit von dem Basalrand der Flügeldecken. Pygidium runzelig mikroskulptiert, usserst fein punktiert. Met-Episterna proximalwärts leicht verjüngt, Innenrand ı der distalen Hälfte konvex, davor gerade. Metasternum zwischen den Hinter-üften sehr seicht eingedrückt, spärlich und äusserst fein punktiert. Das 1. frei-egende Sternit runzelig mikroskulptiert, ähnlich wie das Metasternum, nur die asis des mittleren Teiles dichter und viel gröber, punktiert; postcoxale Fläche lein.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine deutlich erweitert-

Aedoeagus (Abb. 52 und 53) ziemlich stark sklerotisiert, 0,57—0,58 mm ıng. Basalkapsel gross, länger als die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig nd schräg, obere Distalseite über das distale Teil des medianen Lobus gewölbt, roximalwärts umgeschlagen und in der Mitte ausgerandet. Dorsale Lamelle des istalen Teiles des medianen Lobus allmählich verjüngt, mässig lang, schräg entralwärts gerichtet; Ventralwand viel länger, im mittleren Teil parallelseitig, n Niveau des Endes der dorsalen Lamellen plötzlich etwas lateralwärts und tärker dorsalwärts erweitert, dahinter verjüngt und zugespitzt. Parameren mässig reit, bei Seitenansicht am breitesten vor der Mitte, Oberrand unregelmässig icht konvex, Unterrand proximal- und distalwärts der breitesten Stelle konkav erjüngt; bei Dorsalansicht ist die erweiterte Stelle vor der Mitte am Innenrand ichter sklerotisiert, dahinter verjüngt, das Ende der Parameren wieder leicht rweitert. Innensack sehr kompliziert, ohne Flagellum, mit einem distalen, leicht ebogenen zahnförmigen und einem geraden mittleren auffallend stark skleroti-erten Stück.

Untersuchtes Material: **Central:** Peradeniya, etwa 550 m, in der Nähe de Landwirtschaftlichen Experimentellen Station, 1 ♂ (Holotypus) gesiebt (Exp Genf); Mululla, etwa 600 m, 1 ♂ unter Rinde und über dem Dorf, etwa 750 m 1 ♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf). **North Central:** Ritigala, 13 km nordwest vo Habarana, 2 ♂♂ unter Steine (Exp. Lund).

Schliesslich ein immatures ♀ von **Uva:** über Wellawaya, 300 m, gesieb im Wald (Exp. Genf) gehört wahrscheinlich auch zu dieser Art.

Scaphisoma obliquemaculatum Motschulsky

Scaphisoma obliquemaculatum Motschulsky, 1863: 435. Lectotypus ♀: Nuwara Eliya Ceylon (Mus. Moskau).

Die Sammlung Motschulsky's enthält 2 Syntypen, beide ♀♀, bezettelt „Ind or. Mt. N.". Das besser erhaltene Exemplar designiere ich als Lectotypus, da zweite als Paralectotypus.

Länge 1,25—1,35 mm. Färbung braunschwarz bis schwarz, Flügeldecken mi einem grossen rötlichbraunen humeralen Fleck, am apikalen Fünftel bis Vierte gelbbraun. Fühler mässig lang, ab dem 6. Glied abgeplattet; das 4. Glied schlank bis doppelt so lang wie das 3.; das 5. deutlich breiter und 1,8—1,9 mal länger al das 4., länger als das 3. und 4. zusammen; das 6. ebenso lang oder etwas länge als das 5.; das 8. ein wenig kürzer als das 5. und 2,1—2,4 mal länger als breit; da 11. fast 1,4 mal länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und fein, be × 20 Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum von Halsschildlappen völli überdeckt. Flügeldecken spärlich und relativ sehr fein, nur etwas gröber als de Halsschild punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel lieg hinter oder im Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand ein wenig erhaben; Naht gegend flach, in der distalen Hälfte mit einer, in der proximalen Hälfte mit zwe Punktreihen; Nahtstreifen seicht, ab dem medialen Drittel proximalwärts etwa divergierend, vorne kaum nach aussen gebogen und knapp am Basalrand de Flügeldecken endend. Pygidium runzelig mikroskulptiert. Met-Episterna proxi malwärts sehr leicht verjüngt, Innenrand gerade. Metasternum zwischen de Hinterhüften kaum eingedrückt, ziemlich dicht und äusserst fein punktiert. Da 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert und ähnlich wie das Metasternun punktiert.

♂: Tarsenglieder 1—3 der Vorderbeine ein wenig erweitert.

Aedoeagus (Abb. 54 und 55) ziemlich stark sklerotisiert, 0,40—0,42 mm lang Basalkapsel gross, länger als die Parameren, ihre Distalwand über der Basis de Parameren schräg, mässig hoch; distaler Rand der Oberseite weit proximalwärt umgeschlagen und in der Mittellinie gespalten. Dorsale Lappen des distale Teiles des medianen Lobus mässig lang, im mittleren Drittel fast parallelseitig

n Ende zugespitzt. Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus sehr :hmal, leicht schräg ventralwärts gerichtet, abgesehen von der leicht gebogenen pitze gerade, im rechten Winkel gegen die Distalwand der Basalkapsel liegend, ei Dorsalansicht von den dorsalen Lappen bis auf das Endteil überdeckt. Para-ieren mässig breit, bei Lateralansicht, abgesehen von der Basis, vor der Mitte n breitesten, dahinter allmählich verjüngt, der Oberrand in der basalen Hälfte ist gerade, etwa ab dem Niveau der Spitze der dorsalen Lamellen konvex, der nterrand ab der breitesten Stelle konkav; bei Dorsalansicht gegen das distale ünftel zu stark verjüngt, dahinter etwa gleichmässig schlank, das distale Drittel ach innen gebogen. Innensack kompliziert, beiderseits mit zwei auffallenden ngen Stäbchen und mit einem kurzen medialen Zähnchen.

Untersuchtes Material: **Central:** Nuwara Eliya, 2 ♀♀ (Lecto- und Para-ctotypus) (Nietner); Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 1 ♂ gesiebt n Urwald (Exp. Genf); Hanguranketa, 750 m, 1 ♀ an einem stark verpiltzen ten Strunk (Exp. Genf); über Talatuoya, 850 m, 1 ♀ gesiebt im Waldrest (Exp. enf). **Uva:** Diyaluma Falls, etwa 400 m, Wald unterhalb des Wasserfalles, ♂ und 1 ♀ gesiebt (Exp. Genf).

Vielleicht gehören durch die Färbung der Flügeldecken etwas abweichende ♀♀ mit abgebrochenen Fühlern von **Western:** Yakkala, 29 km NE von Colombo Exp. Lund) ebenfalls zu dieser Art.

Toxidiini Achard

Die Tribus *Toxidiini* ist in Ceylon, wie in anderen Regionen, artenärmer nd auch mit geringer Abundanz vertreten als die *Scaphisomini*. Trotzdem wurden 4 Arten, die 4 Gattungen zugehören, dort festgestellt.

1 Mes-Epimeren gross, weit gegen die mittleren Hüften zu reichend. Hinterecken des Halsschildes verlängert, über das äussere proximale Winkel der Met-Episterna reichend. Keifertaster mit verdicktem 3. und schlankem 4. Glied 2

– Mes-Epimeren reduziert, die Mes-Episterna grenzen an die Seiten des Metasternums 3

2 Flügeldecken mindestens in der distalen Hälfte mit je einem feinen, äusserlich der Nahtstreifen verlaufenden parasuturalen Streifen. Körper ventralwärts sehr stark gewölbt . . . . *Scaphobaeocera* Csiki

– Flügeldecken ohne parasuturalen Streifen. Körper ventralwärts mässig stark gewölbt . . . . *Baeotoxidium* gen. n.

3 Tarsen der Mittel- und Hinterbeine mässig lang, ihre Glieder 1—3 höchstens so lang wie die zugehörigen Tibien. Fühler im Prinzip ähnlich wie bei *Eubaeocera* . . . . *Toxidium* LeConte

— Tarsen der Mittel- und Hinterbeine sehr lang, ihre Glieder 1—3 merklich länger als die zugehörigen Tibien. Fühler auffallend lang, mit sehr schlanken Glieder 3—11 . . . . *Scaphicoma* Motschulsk

Scaphobaeocera Csiki

Scaphobaeocera Csiki, 1909: 341. Typus-Art: *Scaphobaeocera papuana* Csiki, 1909.
Nesotoxidium Scott, 1922: 228. Typus-Art: *Nesotoxidium typicum* Scott, 1922.

Die ceylonischen Arten weichen von *japonicum* (Reitter) und *minutissimur* (Löbl) durch viel schmälere Met-Episterna ab.

1 Flügeldecken deutlich opalisierend. Fühlerglied 11 viel kürzer als das 9. und 10. Glied zusammen. Länge mindestens 1,2 mm . . . .
— Flügeldecken nicht opalisierend. Fühlerglied 11 mindestens so lang wie das 9. und 10. zusammen. Länge unter 1 mm. . *delicatula* sp. r
2 Flügeldecken einfärbig, im apikalen Teil deutlich dichter und gröber punktiert als davor . . . .
— Flügeldecken am Apex heller gefärbt, gleichmässig fein punktiert. *stipes* sp.r
3 Schlankere Art, Flügeldecken an der breitesten Stelle 0,68 mm breit . . . . *mussardi* sp. r
— Robustere Art, Flügeldecken an der breitesten Stelle 0,76 mm breit . . . . sp. indet. /

Scaphobaeocera delicatula sp. n.

Holotypus ♂: Inginiyagala/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 0,93—0,96 mm. Färbung schwarz braun. Fühler relativ lang, Gliede 3—5 etwa gleich breit; das 4. etwas länger als das 3.; das 5. um ⅓ länger al das 3.; das 6. ebenso lang und ein wenig breiter als das 5.; das 7. doppelt so lan wie das 3.; das 8. um $^1/_4$ länger als das 3. und etwa 1,8 mal länger als breit das 9. und 10. kürzer als das 7.; das 11. sehr gross, so lang wie die zwei vorhe gehenden zusammen. Punktierung der Oberseite regelmässig, äusserst feir bei × 50 Vergrössung kaum deutlich sichtbar. Distalteil des Scutellums freiliegenc Flügeldecken nicht opalisierend, mit kaum wahrnehmbarer quer-runzelige Mikroskulptur versehen; Apikalrand stark abgerundet; apikaler Innenwink liegt ziemlich weit hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach Nahtstreifen tief, biegen vorne leicht nach aussen, enden seitlich des Halsschild lappens vor dem Basalrand der Flügeldecken; parasuturale Streifen sehr feir erlöschen etwa in der Mitte der Flügeldeckenlänge. Pygidium mikroskulptier ohne sichtbare Punktierung. Mesosternum mit feinem medialen Längskielcher

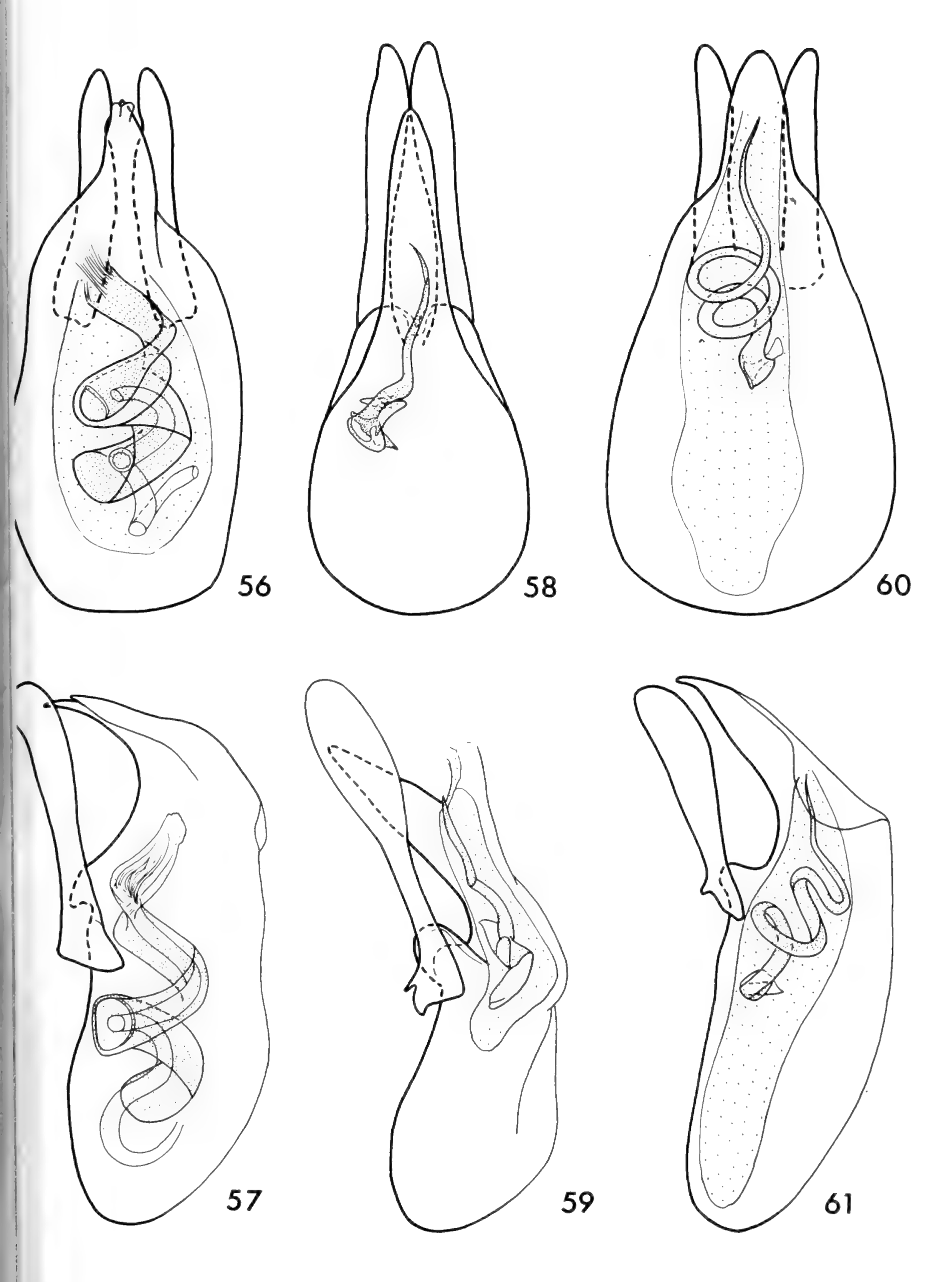


ABB. 56 bis 61.

Aedoeagi von *Scaphobaeocera*.
delicatula sp. n., Inginiyagala, Dorsalansicht; 57. id. Lateralansicht; 58. *stipes* sp. n., Ingiagala, Dorsalansicht; 59. id. Lateralansicht; 60. *mussardi* sp. n., Weragamtota, Dorsalansicht. 61. id. Lateralansicht.

Metasternum in der Mitte kurz und dicht behaart, an den Seiten ebenso wi das 1. freiliegende Sternit sehr spärlich und wie die Oberseite äusserst fein punk tiert. Met-Episterna ziemlich schmal, mit geradem Innenrand.

Aedoeagus (Abb. 56 und 57) mässig stark sklerotisiert, 0,32—0,33 mm lan Basalkapsel verhältnismässig sehr gross, viel länger als die Parameren, allmählic im distalen, asymmetrischen, stark ventralwärts gebogenen Teil des mediane Lobus übergehend. Ende des medianen Lobus zugespitzt, fast senkrecht gegen d Basalkapsel liegend, die Ventralwand des distalen Teiles stark konkav. Paramere breit, bei Lateralansicht vor der Mitte am schmälsten, am Ende leicht nach unte erweitert und breit abgerundet; bei Dorsalansicht leicht gebogen, im basalen un medialen Dritel etwa gleich breit, im distalen Drittel mit einer seichten Ausrandun und gegen das Ende zu leicht verjüngt. Armatur des Innensackes stark sklerot siert, eine zweimal umgebogene, breite, am Ende beborstete Lamelle bildend, d in sich einen äusserst feinen Tubus einschliesst.

Untersuchtes Material: **Uva:** Inginiyagala, 2 ♂♂ (Holotypus) unter Rinc eines grossen liegenden Stammes (Exp. Genf).

Mit dieser Art ist wahrscheinlich identisch ein ♀ von **Sabaragamuwa:** Noi pareil, 930 m, 5 km NE von Belihul Oya (Exp. Lund). Das Exemplar ist ei wenig heller, hat deutlicher mikroskulptierte Flügeldecken und ein wenig al weichend ausgebildete Fühler. Die Glieder 3 und 4 sind ebenso gross wie b *delicatula*, das 5. Glied ist fast 1,7 mal länger als das 3., das 6. etwa 1,3 mal läng als das 3.; das 7. ein wenig kürzer als bei *delicatula*; das 11. noch grösser, 2,4 m länger als das 10. Glied.

Die Art *delicatula* steht nach der Form des Aedoeagus sowie der äusserliche Merkmalen nahe der Art *minutissima* (Löbl).

Scaphobaeocera stipes sp. n.

Holotypus ♂: Inginiyagala/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,2—1,35 mm. Färbung dunkelbraun bis schwarz, Flügeldeck deutlich opalisierend. Fühler ziemlich lang; Glieder 3—5 etwa gleich breit; das etwa 1,3 bis etwas mehr als 1,4 mal länger als das 3.; das 5. etwa 1,7 mal läng als das 3.; das 6. ein wenig breiter und etwa so lang wie das 4., selten länge das 7. doppelt so lang wie das 3.; das 8. ebenso lang oder etwas kürzer als das und 1,6—1,8 mal länger als breit; Glieder 9 und 10 etwa gleich gross, so lang w das 7.; das 11. höchstens 1,6 mal länger als das vorhergehende. Halsschild spärli und sehr fein, bei × 25 Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert. Distalt des Scutellums freiliegend. Flügeldecken ähnlich wie der Halsschild punktier Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Nive der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne etwas na

ıssen und enden knapp hinter dem Halsschildlappen; parasuturale Streifen ıt sichtbar, enden vorne hinter dem proximalen Viertel der Flügeldecken-nge. Pygidium runzelig mikroskulptiert, dicht und sehr fein punktiert. Meso-ernum mit medialen Längskielchen. Metasternum im mitteleren Teil dicht und ırz behaart, an den Seiten ebenso wie die Seiten des 1. freiliegenden Sternits hr spärlich und sehr fein, jedoch etwas gröber als die Flügeldecken punktiert. let-Episterna ziemlich schmal, mit leicht konkavem Innenrand.

Aedoeagus (Abb. 58 und 59) mässig stark sklerotisiert, 0,39—0,43 mm lang. asalkapsel relativ klein, kürzer als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und nkrecht, beiderseits von einer Wölbung überdeckt. Distalteil des medianen obus schlank, ziemlich stark schräg ventralwärts gerichtet, im medialen Drittel st parallelseitig, gegen das Ende zu verjüngt, die Spitze verhältnismässig dick. arameren lang, weit hinter die Spitze des medianen Lobus reichend, in der basalen älfte schlank, die distale Hälfte auffallend erweitert und dünner. Armatur des ınensackes einfach, aus einem gekrümmten, im basalen Teil verdickten und dort vei kurze Apophysen tragenden Stäbchen gebildet.

Untersuchtes Material: **Northern:** 3 km NE von Puliyan Kulam, 1 ♀ unter inde. **North Central:** Habarane, 1 ♀ unter Rinde. **Eastern:** Kantalai, 1 ♂ nter Rinde. **Uva:** Inginiyagala, 4 ♂♂ (Holotypus) und 5 ♀♀ unter Rinde, 1 ♀ ɛsiebt. Alles Exp. Genf.

Dieser Art ist sehr ähnlich der *minuta* (Achard) [1], die sich durch robusteren, 5 mm langen Körper, durch die noch feinere Punktierung der Ober- und Unter-ite, durch längere Fühler und durch schmälere Met-Episterna unterscheidet.

Scaphobaeocera mussardi sp. n.

olotypus ♂: Weragamtota/Ceylon (Mus. Genf).

Sehr ähnlich der Art *stipes*, robuster, 1,4 mm lang, ein wenig heller, Oberseite n wenig gröber punktiert, Flügeldecken weniger deutlich opalisierend, am Apex unkel gefärbt, dort dichter und gröber punktiert als am übrigen Teil. Fühler ınlich lang wie bei *stipes*; Glieder 3—5 gleich breit, das 6. ein wenig breiter; as 3. etwas länger als bei *stipes*; Glieder 4, 5 und 7 etwa gleich lang, 1,7 mal nger als das 3.; das 8. etwas länger als das 3. und gut doppelt so lang wie breit.

Aedoeagus (Abb. 60 und 61) mässig stark sklerotisiert, 0,38 mm lang. asalkapsel sehr gross, viel länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig nd schräg. Distalteil des medianen Lobus leicht schräg ventralwärts gerichtet, ıässig dick, apikalwärts allmählich verjüngt, nur am Ende stärker verjüngt und ɛbogen. Parameren kurz, bei Lateralansicht distalwärts allmählich erweitert, am

[1] *Toxidium minutum* ACHARD, 1919: 364; Holotypus ♀: Sikkim, Kurseong (Mus. Praha) ɛhört in die Gattung *Scaphobaeocera* Csiki — *comb. n.*

Ende breit abgerundet, der Unterrand etwas gewellt; bei Dorsalansicht am Enc ein wenig nach aussen gebogen und leicht verjüngt, sonst überall fast gleic breit. Armatur des Innensackes besteht aus einem spiralförmigen, an der Bas verdickten und dort eine kurze Apophyse tragenden Stäbchen.

Untersuchtes Material: **Central:** Weragamtota, 1 ♂ (Holotypus) gesiet am Waldrande (Exp. Genf).

Scaphobaeocera sp. indet. A

Sehr ähnlich *mussardi*, aber grösser, 1,5 mm lang und besonders viel breite

Untersuchtes Material: **North Central:** Alut Oya, 1 ♀ gesiebt im Wal (Exp. Genf.).

Baeotoxidium gen. n.

Typus-Art: *Baeotoxidium lanka* sp. n.

Körper lateral leicht zusammengedrückt, bei Dorsalansicht ähnlicht d(Gattung *Eubaeocera*, aber länglicher und weniger stark dorsalwärts gewölb Ventralwärts ist der Körper mässig gewölbt. Flügeldecken apikalwärts leicl verjüngt, mit bis nach vorne reichenden Nahtstreifen, ohne parasuturale Streife Met-Episterna und Met-Epimeren sehr breit. Kiefertaster, Halsschild, Mes(sternum, Mes-Epimeren, mittlerer Teil des Metasternums, Beine und Aedoeag wie bei *Scaphobaeocera*, Fühler ähnlich wie bei *Eubaeocera*. Das 1. freiliegenc Sternit wie bei anderen *Toxidiini*-Gattungen ohne postcoxale Flächen, mit basal(Punktreihe.

Diese neue Gattung steht nahe der Gattung *Scaphobaeocera,* weicht von il durch die Form des Körpers und durch die Flügeldecken ohne parasutura Streifen ab.

1 Färbung mehr oder weniger dunkel braun. Flügeldecken unregelmässig, zum Teil grob punktiert . . . .

— Färbung schwarz. Flügeldecken fast regelmässig punktiert, ohne Fläche mit auffallend gröberen Punkte . . . . *gagatum* sp.ı

2 Grössere Art, mindestens 1,15 mm lang. Flügeldecken einfärbig, auch in der apikalen Hälfte, abgesehen von der Nähe der Nahtstreifen, grob punktiert; Nahtgegend vorne flach. Met-Episterna schmäler als die Met-Epimeren . . . . *lanka* sp.ı

— Kleinere Art, höchstens 1,1 mm lang. Flügeldecken an der Basis und im apikalen Drittel heller als dazwischen, nur im äusseren Teil der proximalen Hälfte grob punktiert; Nahtgegend vorne erhaben. Met-Episterna ebenso breit wie die Met-Epimeren . . . . . . *elegans* sp. ı

Baeotoxidium lanka sp. n.

Holotypus ♂: Talatuoya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,15—1,4 mm. Färbung dunkelbraun. Fühler lang; Glieder 3—6 etwa gleich breit; das 5. Glied um $^1/_5$ länger als das 3. und nur etwas länger als das 4.; das 6. ebenso lang oder etwas kürzer als das 5.; Glieder 7 und 8 schlank, das 7. etwa um $^2/_5$ breiter und um $^1/_3$ länger als das 3.; das 8. etwa um $^1/_4$ breiter und ebenso lang wie das 3.; das 11. höchstens um $^1/_4$ länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und fein, bei $\times$ 25 Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken ganz vorne und in der Nähe der Nahtstreifen ein wenig gröber, sonst viel gröber punktiert als der Halsschild: Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend im medialen Drittel erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, enden seitlich des Halsschildlappens: Pygidium an der Basis feiner als die Flügeldecken an den Seiten, jedoch viel gröber als der Halsschild punktiert, apikalwärts wird die Punktierung feiner. Mesosternum mit ziemlich starkem medialen Längskielchen, am seitlichen Rand des medialen Teiles mit einigen gröberen Punkten. Metasternum im medialen Teil abstehend, mässig lang behaart, im distalen Teil grob, beim ♂ dichter punktiert, die einzelne Punkte liegen beim ♂ knapp aneinander. Seiten des Metasternums sowie das 1. freiliegende Sternit, abgesehen von der basalen Punktreihe, spärlich und sehr fein punktiert. Met-Episterna 3 mal länger als breit, mit geradem, tief eingedrückten Innenrand.

Aedoeagus (Abb. 62 und 63) mässig stark sklerotisiert, 0,32—0.35 mm lang. Basalkapsel schlank, nur ein wenig kürzer als die Parameren, ihre Distalwand niedrig, fast senkrecht. Distalteil des medianen Lobus breit un dick, leicht schräg ventralwärts gerichtet, nur im apikalen Teil stärker verjüngt, am Ende abgerundet und relativ dick, Ventralwand in der proximalen Hälfte gerade, dahinter konvex. Parameren lang, schlank, hinter das Ende des medianen Lobus reichend, in der distalen Hälfte leicht erweitert, bei Lateralansicht die proximale Hälfte fast gleichmässig breit, bei Dorsalansicht in der Mitte am schmälsten. Innensack mit einem proximal liegenden, sehr schwach sklerotisierten, in der medialen Linie fein bedornten Sack. Die Armatur ist einfach, im Prinzip ähnlich wie bei *Scaphobaeocera stipes* oder *mussardi*, besteht aus einem stark sklerotisierten Stäbchen, distalwärts ist es allmählich verjüngt, einmal umgebogen, im basalen Teil leicht verdickt, mit einer kurzen, bei Lateralansicht zahnförmigen, dorsalwärts gerichteten Apophyse.

Untersuchtes Material: **Central:** über Talatuoya, 850 m, 10 ♂♂ (Holotypus) und 7 ♀♀ gesiebt im Waldrest, weitere 4 ♂♂ und 1 ♀ bei 1000 m, gesiebt in faulendem

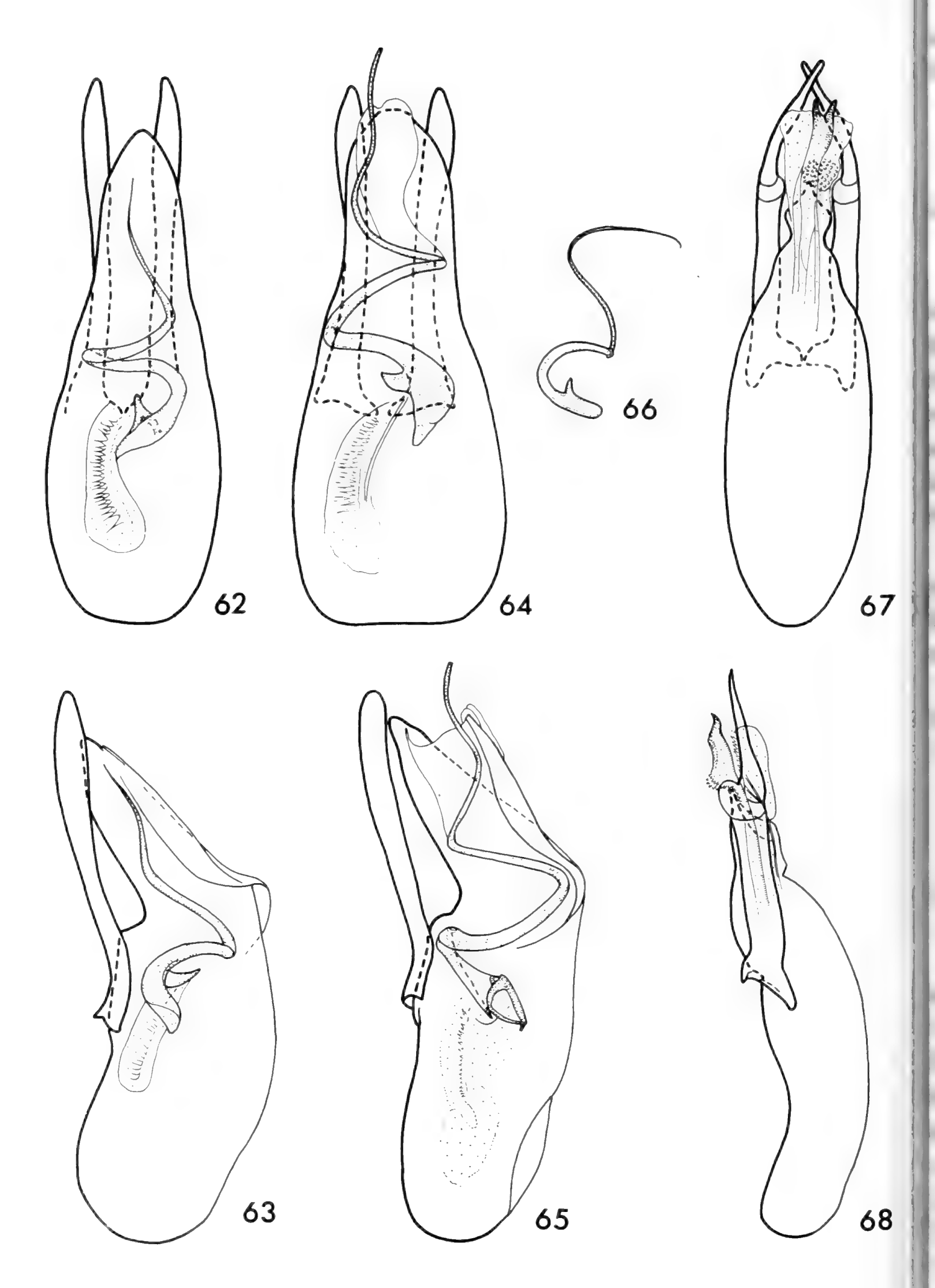


ABB. 62 bis 68.

Aedoeagi von *Baeotoxidium* und *Toxidium*.
62. *lanka* sp. n., Talatuoya, Dorsalansicht; 63. id. Lateralansicht; 64. *gagatum* sp. n., Nuwara Eliya, Dorsalansicht; 65. id. Lateralansicht; 66. *elegans* sp. n., Kuruwita, Stäbchen des inneren Sackes, Dorsalansicht; 67. *zebra* sp. n., Hakgala, Dorsalansicht; 68. id. Lateralansicht.

Laub (Exp. Genf); Hatton, Gebirge östlich von der Stadt, 1400 m, 2 ♂♂ gesiebt im Wald (Exp. Genf); Dikoya, 3800—4200 ft., 4 ♀♀ (Lewis).

Baeotoxidium gagatum sp. n.

Holotypus ♂: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,25—1,5 mm. Schwarz. Der *lanka* sehr ähnlich, unterscheidet sich durch die Form der Fühler, durch die Punktierung der Flügeldecken und des Metasternums, durch die etwas breitere Met-Episterna sowie durch die Form des Aedoeagus. Fühler etwas länger als bei *lanka*, das 5. Glied um ⅓ länger als das 3. und deutlich länger als das 4.; Glieder 7 und 8 etwas breiter als bei *lanka*, das 7. mehr als 1,6 mal länger als das 8. Glied. Punktierung der Flügeldecken viel feiner als bei *lanka* und fast regelmässig. Medialer Teil des Metasternums ausser einer kleiner Fläche in der Mitte dicht und grob punktiert.

Aedoeagus (Abb. 64 und 65) mässig stark sklerotisiert, 0,37—0,38 mm lang, jenen von *lanka* sehr ähnlich. Apex des medianen Lobus bei Dorsalansicht breit abgerundet, viel breiter als bei *lanka*. Stäbchen des Innensackes im basalen Teil viel dicker, die stärkere, zahnförmige Apophyse ist nach rechts gerichtet.

Untersuchtes Material: **Central:** Nuwara Eliya, am Fuss der Pidurutalagala, 1950 m, 8 ♂♂ und 11 ♀♀ gesiebt am unteren Rand des Waldes. **Uva:** Haputale, 1350 m, 1 ♀ gesiebt in einer bewaldeten Schlucht. Alles Exp. Genf.

Baeotoxidium elegans sp. n.

Holotypus ♀: Kuruwita/Ceylon (Mus. Lund).

Länge 0,95—1,1 mm. Färbung braun, ziemlich hell, Flügeldecken an der Basis wie der Halsschild, dahinter mehr oder weniger dunkler, bis schwarzbraun, im apikalen Drittel hellbraun bis gelbbraun. Fühler lang; Glieder 3—6 etwa gleich breit; das 4. Glied 1,1—1,2 mal länger als das 3.; das 5. ebenso lang oder etwas kürzer als das 6., fast 1,5 mal länger als das 3.; das 7. nur etwas länger als das 6. und etwa 1,4 mal länger als das 8.; das 8. 3 mal länger als breit; das 11. etwa um $^1/_5$ mal länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und sehr fein, bei × 25 Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken im äusseren Teil der proximalen Hälfte ziemlich grob und mässig dicht, sonst ähnlich wie der Halsschild sehr fein und spärlich punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend der ganzen Länge nach erhaben; Nahtstreifen wie bei *lanka*, tief, biegen vorne nach aussen, enden seitlich des Halsschildlappens in der Nähe des Basalrandes der Flügeldecken. Pygidium gegen die Basis zu ziemlich

spärlich, deutlich gröber als der Halsschild, apikalwärts viel feiner punktiert Mesosternum mit starkem medialen Längskielchen. Mes-Epimeren fast gegen di Mittelhüften hinreichend. Metasternum im medialen Teil ähnlich wie bei *gagatum* nur mit der Ausnahme einer kleinen Fläche in der Mitte dicht und grob punktiert Met-Episterna ebenso breit wie die Met-Epimeren, fast 1,7 mal länger als breit Innenrand konvex. Das 1. freiliegende Sternit wie die Seiten des Metasternum sehr fein und spärlich punktiert, die basale Punktreihe dichter und aus ein wenig kleineren Punkten zusammengesetzt als bei *lanka*.

Aedoeagus (Abb. 66) kann nur zum Teil beschrieben werden. Das einzig vorliegende Männchen hat das Abdomen beschädigt und nur ein Teil de Aedoeagus konnte herauspräpariert werden. Der mediane Lobus ist auseinande gerissen und seine Form nicht zu erkennen. Die Parameren sind kürzer und an Ende stärker verjüngt, sonst ähnlich jenen von *gagatum*. Das Stäbchen ist seh schlank, seine Apophyse ist viel kleiner als bei *lanka*.

Untersuchtes Material: **Sabaragamuwa:** Deerwood Kuruwita, 10 km NNW von Ratnapura, 1 ♂ und 6 ♀♀ (Holotypus) gesiebt im Wald (Exp. Lund).

Toxidium LeConte

Toxidium LeConte, 1860: 324. Typus-Art: *Toxidium gammaroides* LeConte, 1860.

Zwei von den in Ceylon aufgesammelten Arten, *pygmaeum* und *montanum* weichen merkwürdiger Weise von den übrigen ab. Die Nahtstreifen der Flügeldecken sind vorne verlängert, sie biegen nach aussen und sind mit den Seitenstreifen verbunden. Ihre isolierte Stellung bestätigt auch die Form der Aedoeagi

1 Nahtstreifen der Flügeldecken enden hinter dem Niveau des Halsschildlappen 2

— Nahtstreifen der Flügeldecken biegen vorne nach aussen und verlaufen bis an die Seiten, gegen die Seitenstreifen zu 4

2 Grössere Art, mindestens 1,6 mm lang. Flügeldecken mit zwei hellen queren Streifen. Fühlerglied 5 etwas länger als das 6. Glied . *zebra* sp.n

— Kleine Arten, höchtens 1,4 mm lang 3

3 Körper einfärbig braun. Das 5. Fühlerglied 1,3 mal länger als das 4. und etwas kürzer als das 6. Glied . . . . *simulans* sp. n

— Flügeldecken an der Basis, an der Nahtgegend und am Apex heller gefärbt, ausserdem mit zwei hellen queren Streifen. Fühlerglied 5 nur 1,1 mal länger als die gleich langen Glieder 4 und 6 . . . . *oblitum* sp. n

4 Flügeldecken einfärbig braun. Fühlerglied 5 deutlich kürzer als das 6. Glied. Länge höchstens 1,25 mm . . . . *pygmaeum* sp. n

— Flügeldecken mit einem hellen queren Streifen in der proximalen

Hälfte, ausserdem am distalen Teil heller. Fühlerglied 5 so lang oder etwas kürzerals das 6. Glied. Länge mindestens 1,4 mm . *montanum* sp.n.

Toxidium zebra sp. n.

Holotypus ♂: Hakgala/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,6—1,9 mm. Körper sehr schlank, etwa doppelt so lang wie an der breitesten Stelle breit. Färbung dunkel bis schwarzbraun, Flügeldecken vor der

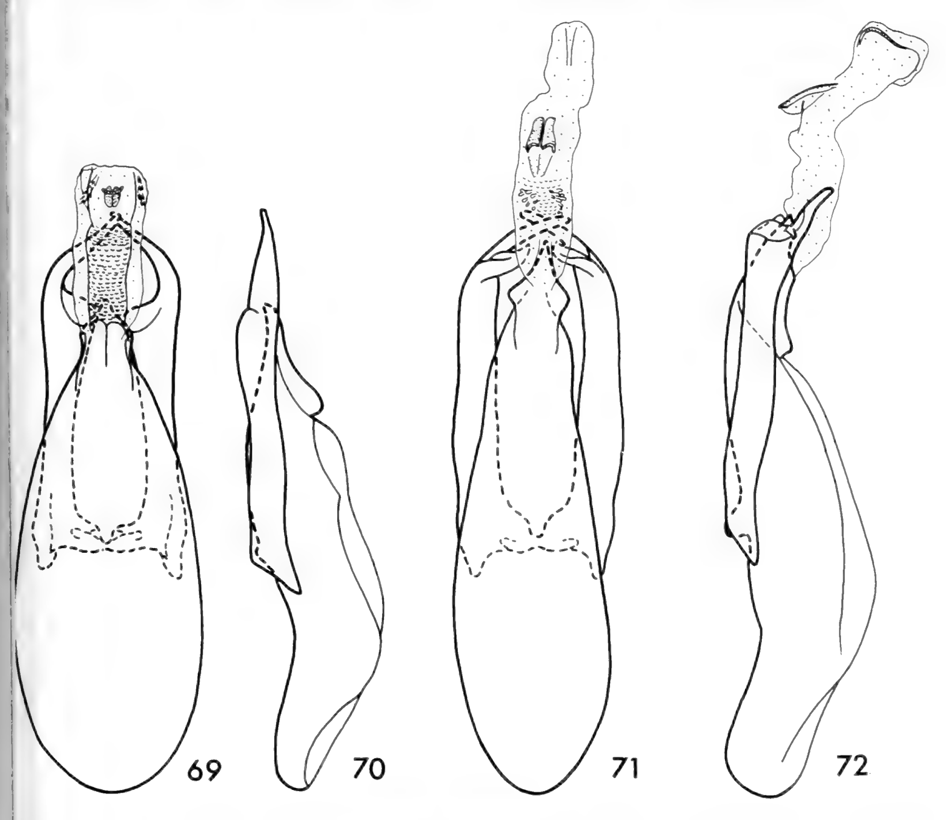


Abb. 69 bis 72.
Aedoeagi von *Toxidium*.
69. *oblitum* sp. n., Hatton, Dorsalansicht; 70. id. ohne inneren Sack, Lateralansicht; 71. *simulans* sp. n., Kandy, Dorsalansicht; 72. id. Lateralansicht.

Mitte mit einem schmalen, vor dem Apex mit einem breiteren queren hellen Streifen. Endglied der Kiefertaster an der Basis merklich schlanker als das vorhergehende Glied und ist distalwärts allmählich verjüngt. Fühler ziemlich kurz; Glieder 3 und 4 gleich schlank, gleich lang oder das 3. Glied etwas länger als das 4.; Glieder 5 und 6 deutlich breiter, das 5. etwas länger als das 6. und 1,2—1,5

mal länger als das 3.; das 7. bedeutend länger als das 5., etwa 1,5—1,8 mal länger als das 3.; das 8. so lang oder etwas länger als das 3., kaum doppelt so lang wie breit; das 11. merklich länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und fein, bei × 20 Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum überdeckt. Flügeldecken ähnlich spärlich und vorne ebenso fein, sonst etwas gröber als der Halsschild punktiert; Nahtgegend in der distalen Hälfte erhaben; Nahtstreifen fein, enden vor dem proximalen Fünftel der Flügeldeckenlänge. Pygidium dichter punktiert als die Flügeldecken. Mesosternum mit einer tiefen medialen Längsfurche. Metasternum glatt, nur mit einigen sehr feinen Punkte versehen. Das 1. freiliegende Sternit sehr fein und spärlich punktiert.

Aedoeagus (Abb. 67 und 68) stark sklerotisiert, 0,75 mm lang. Basalkapsel lang, relativ schmal und flach, an der Dorsalseite durch eine Ausrandung vom distalen Teil getrennt. Ventralwand des medianen Lobus ab der Basis der Parameren gegen das Niveau der dorsalen Ausrandung hin konvex, dahinter eine kurze Distanz gerade und parallel mit der Dorsalseite, am Ende stark verjüngt (Lateralansicht). Bei Dorsalansicht medianer Lobus distalwärts verjüngt, der Endteil dann erweitert und wieder verjüngt und zugespitzt. Parameren lang und schlank, im Niveau der Spitze des medianen Lobus in einer scharf abgegrenzten Zone leichter sklerotisiert, nach innen und unten erweitert, dahinter verjüngt und leicht nach innen gebogen. Innensack am Ende stark sklerotisiert und doppelzahnig, sonst membranös.

Untersuchtes Material: **Central:** Hakgala, 1800 m, 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ gesiebt im Urwald über dem botanischen Garten (Exp. Genf). Dikoya, 3800—4200 ft., 2 ♀♀ (Lewis).

Nach der Form des Aedoeagus steht diese Art nahe der Art *madurense* Pic, diese ist aber kleiner, 1,4 mm lang, und weicht durch die Färbung, durch die Form der Kiefertaster und durch die Punktierung deutlich ab. Die Art *indicum* Achard [1] ist grösser, besonders viel breiter als *zebra*, sie ist tief schwarz gefärbt und weicht auffallend durch die Ausbildung der Fühler und durch die viel kürzeren Nahtstreifen ab.

Toxidium oblitum sp. n.

Holotypus ♂: Hatton/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,25—1,4 mm. Körper etwa doppelt so lang wie an der breitesten Stelle breit. Färbung dunkelbraun, Flügeldecken mit zwei mehr oder weniger

---

[1] Die Originalserie von *Toxidium indicum* Achard, 1914 in der Sammlung Achard in Mus. Praha besteht aus 3 Syntypen. Ein ♂ bezettelt „Chambaganor Madura Inde", „Kat. No. 18711" designiere ich als Lectotypus. Ein ♀ bezettelt „Inde Anglaise Chambaganor", „Kat. No. 18708" und ein ♀ „Chambaganor Madura Inde", „Kat. No. 18709" werden als Paralectotypen designiert. Mit dieser Art ist identisch *Scaphosoma pygidiale* Pic, 1916: 19; Holotypus ♂: Madura, Chambaganor (Mus. Paris) — **syn. n.**

deutlich abgegrenzten queren hellen Streifen, ausserdem am Apex, an der Nahtgegend und an der Basis heller. Endglied der Kiefertaster an der Basis viel schlanker als das dicke 3. Glied. Fühler ziemlich kurz; Glieder 3 und 4 gleich schlank und lang, 5 und 6 etwas breiter, das 5. etwas länger, das 6. ebenso lang wie das 3.; das 7. Glied 1,3 mal länger als das 3.; das 8. etwas kürzer als das 3. und ein wenig mehr als doppelt so lang wie breit; das 11. Glied um ein Drittel länger als das vorhergehende. Punktierung der Oberseite noch feiner als bei *zebra*, an den Flügeldecken deutlicher als am Halsschild. Scutellum überdeckt. Nahtgegend der Flügeldecken hinten leicht erhaben, Nahtstreifen fein, enden hinter dem proximalen Fünftel der Flügeldeckenlänge. Mesosternum mit breitem medialen Längseindruck. Metasternum glatt. Das 1. freiliegende Sternit spärlich und sehr fein punktiert.

Aedoeagus (Abb. 69 und 70) mässig stark sklerotisiert, 0,50—0,54 mm lang. Basalkapsel ähnlich wie bei *zebra*, ab dem Niveau der Paramerenbasis distalwärts allmählich verjügt, vor dem Ende etwas erweitert, dahinter stark verjüngt, Spitze kurz und relativ breit. Ventralwand ab dem Niveau der Paramerenbasis fast bis gegen das Ende breit konvex, Dorsalseite vor dem apikalen Fünftel ausgerandet. Parameren breit, bei Lateralansicht der Oberrand leicht gewellt, der Unterrand gegen das Niveau der Spitze des medianen Lobus zu erweitert, dahinter verjüngt, am Ende sehr schmal; bei Dorsalansicht gegen das Niveau der Spitze des medianen Lobus allmählich, ziemlich stark erweitert, dahinter plötzlich stark verjüngt, der Apikalteil sehr schlank und nach innen gebogen. Innensack membranös, mit breitem, schuppigen medialen Tubus und mit zwei knapp aneinander liegenden kleinen, stärker sklerotisierten Plättchen, die durch eine sehr schmale Binde miteinander verbunden sind.

Untersuchtes Material: **Central:** Hatton, 1400 m, Gebirge östlich von der Stadt, 5 ♂♂ (Holotypus) und 3 ♀♀ gesiebt im Wald (Exp. Genf).

Diese Art ist sehr ähnlich *madurense* Pic, die sich in äusserlichen Merkmalen durch die einfärbig braunen Flügeldecken mit längeren Nahtstreifen unterscheidet.

Toxidium simulans sp. n.

Holotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. Genf).

Dem *oblitum* sehr ähnlich in der Körperform, Punktierung des Halsschildes, Länge der Nahtstreifen der Flügeldecken, Form der Kiefertaster.

Länge 1,3 mm. Färbung dunkelbraun. Scutellum völlig überdeckt. Flügeldecken etwas deutlicher als bei *oblitum* punktiert, die Nahtgegend auch hinten flach. Mesosternum mit seichtem medialen Längseindruck. Metasternum in der Mitte eingedrückt, mit einigen feinen Punkten an den Seiten. Das 1. freiliegende Sternit sehr fein und spärlich punktiert. Fühler etwa so lang wie bei *oblitum*;

Glieder 3—5 gleich schlank, 3 und 4 gleich lang, das 5. um ¼ länger; das 6. etwas breiter und länger als das 5., gut 1,4 länger als das 3.; das 8. Glied 1,2 mal länger als das 3. und etwas mehr als doppelt so lang wie breit.

Aedoeagus (Abb. 71 und 72) mässig stark sklerotisiert, 0,51 mm lang. Medianer Lobus sehr ähnlich jenem von *oblitum* oder *zebra*, sein Apikalteil ist stärker dorsalwärts gebogen und die Ventralwand ist bis gegen die Spitze zu konvex (Lateralansicht). Parameren breit, bis gegen den distalen Teil fast gleichmässig breit, bei Lateralansicht etwas gewellt, vor dem Niveau der Spitze des medianen Lobus mit einer schwach sklerotisierten, nach innen und dorsalwärts gerichteten, zugespitzen Lamelle, dahinter sind sie verjüngt und nach innen gebogen. Innensack mit zwei aneinander liegenden flachen und gebogegen Plättchen, sonst membranös, schuppige Zone deutlich sichtbar.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, Udawattekele Sanctuary, etwa 600 m, 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ gesiebt im Urwald (Exp. Genf).

Toxidium pygmaeum sp. n.

Holotypus ♂: Kandy/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,1—1,25 mm. Färbung dunkelbraun. Endglied der Kiefertaster an der Basis etwas schlanker als das 3. Glied am Ende, hinter der Mitte stark verjüngt und zugespitzt. Fühler relativ lang; Glieder 4—7 um etwa 0,02 mm progressiv verlängert; Glieder 3 und 4 gleich schlank, das 4. 1,2 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 etwas breiter, das 6. etwa 1,6 mal länger als das 3.; das 8. etwa 4 mal länger als breit und 1,5 mal länger als das 3.; das 11. ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild spärlich und sehr fein, bei × 50 Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken nur ein wenig gröber als der Halsschild punktiert; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht erhaben; Nahtstreifen ziemlich tief, biegen vorne nach aussen, nähern sich im breiten Bogen dem Basalrand der Flügeldecken, werden feiner, im äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken verlaufen sie parallel mit dem Basalrand und sind dann mit den Seitenstreifen verbunden. Pygidium sehr dicht punktiert. Mesosternum in der medialen Linie mit einer kleinen länglichen Wölbung. Metasternum und das 1. freiliegende Sternit glatt; die 4 ersten freiliegenden Sternite mit hellem mikroskulptierten apikalen Saum.

Aedoeagus (Abb. 73—75) mässig stark sklerotisiert, 0,45—0,46 mm lang. Medianer Lobus ohne differenzierten distalen Teil, nur aus der Kapsel bestehend die am Ende in zwei breite Lappen gespalten ist. Parameren in der basalen Hälfte schlank, in der distalen Hälfte stark erweitert, leicht schräg ventralwärts gebogen und dünner. Innensack mit einem stark sklerotisierten kurzen und gekrümmten Rörchen, das in sich ein sehr feinen Tubus einschliesst und am Ende beborstet ist.

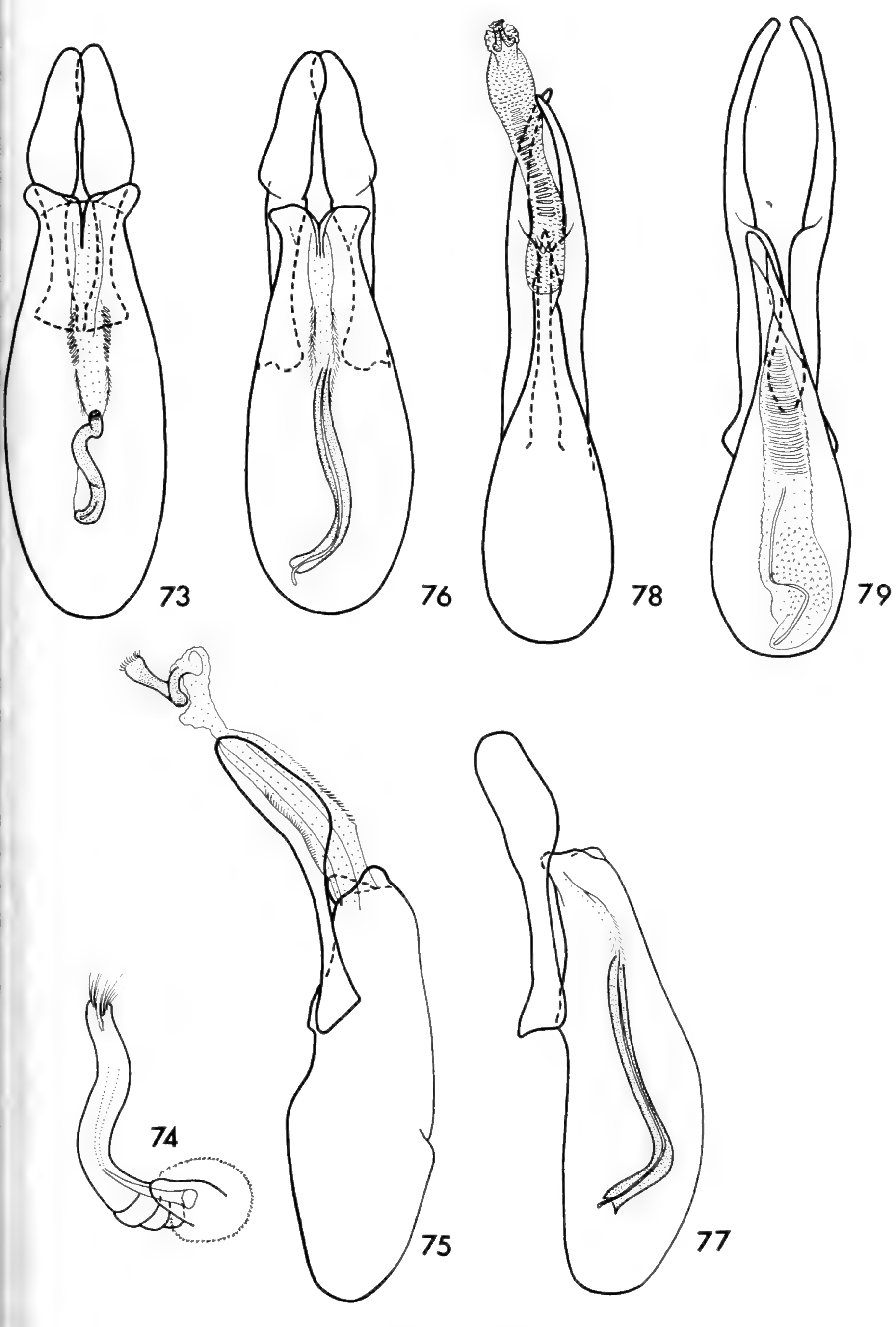


ABB. 73 bis 79.

Aedoeagi von *Toxidium und Scaphicoma*.
'3. *pygmaeum* sp. n., Kandy, Dorsalansicht; 74. id. Armatur des ausgestülpten Innensackes, 'entralansicht; 75. id. Innensack ausgestülpt, Lateralansicht; 76. *montanum* sp. n., Nuwara :liya, Dorsalansicht; 77. id. Lateralansicht; 78. *flavovittata* Motsch., Nuwara Eliya, Innensack ausgestülpt, Dorsalansicht; 79. *nigrovittata* (Achard), Dikoya, Dorsalansicht.

Untersuchtes Material: **Central:** Kandy, Hügeln südlich des Stausees, etw 700 m, 11 ♂♂ und 9 ♀♀ in einem stark verfaulten Strunk, 1 ♂ (Holotypus) un 1 ♀ unter Rinde; Kandy, in der Nähe des „Chalet Guesthouse", etwa 600 m 1 ♀ gesiebt am Rande des Waldes. Alles Exp. Genf.

Toxidium montanum sp. n.

Holotypus ♂: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus. Genf).

Länge 1,4—1,6 mm. Färbung dunkel- bis schwarzbraun, Flügeldecken in de proximalen Hälfte mit einem schmalen queren hellen Streifen, an der Nahtgegen und im distalen Drittel heller, seltener die ganze distale Hälfte heller. Endglie der Kiefertaster an der Basis kaum schlanker als das 3. Glied am Ende, apika wärts allmählich verjüngt. Fühler merklich länger als bei *pygmaeum*; Glieder und 4 gleich schlank, das 4. etwa 1,2 mal länger als das 3.; Glieder 5 und 6 etw gleich lang und gleich breit, etwas breiter als die vorhergehenden und gut 1,4 ma länger als das 3.; das 7. fast 1,8 mal länger als das 3.; das 8. etwas kürzer bi ebenso lang wie das 6., etwa 4 mal länger als breit; das 11. ein wenig länger al das vorhergehene. Oberseite noch feiner punktiert als bei *pygmaeum*. Spitze de Scutellums freiliegend. Nahtgegend und Nahtstreifen der Flügeldecken seh ähnlich wie bei *pygmaeum*. Mesosternum in der Mitte flach. Metasternum un Sternite wie bei *pygmaeum*.

Aedoeagus (Abb. 76 und 77) mässig stark sklerotisiert, 0,51—0,58 mm lang sehr ähnlich jenem von *pygmaeum*. Die grössten Unterschiede liegen in der Forn des Innensackes, der bei *montanum* ain langes, proximalwärst offenes Rörche besitzt, das einen sehr schlanken, an der Basis ausragenden Tubus einschliesst

Untersuches Material: **Central:** Nuwara Eliya, am Fusse der Pidurutalagala 1950 m, 7 ♂♂ (Holotypus) und 2 ♀♀ gesiebt in der Nähe des Waldrandes (Exp Genf).

Scaphicoma Motschulsky

Scaphicoma MOTSCHULSKY, 1863: 435. Typus-Art: *Scaphicoma flavovittata* Motschulsky 1963; Monotypie.
Lepteroscapha ACHARD, 1921: 88. Typus-Art nich designiert. — **syn. n.**

Die Gattung *Lepteroscapha* beschrieb Achard für drei Arten: *pallens* Achard *nigrovittata* Achard und *filiformis* Achard. Eine dieser Arten, *filiformis*, ist iden tisch, die anderen sind kongenerisch mit *Scaphicoma flavovittata* Motsch.

Achard, von Motschulsky's Beschreibung ausgehend, fand zwischen *Scaphi coma* und *Lepteroscapha* Unterschiede, die nicht existieren. Unerklärlich und gan falsch sind die Angaben Motschulsky's über die Fühlerinsertion und über di

'orm des 2. und 3. Fühlergliedes bei *Scaphicoma*; das 3. Glied ist nicht 5 ma, inger als das angeblich sehr kleine, in der Wirklichkeit normal grosse 2. Gliedl ɔndern beide Glieder sind etwa gleich lang.

Die ausführliche Beschreibung Achard's ist noch durch folgende Bemerungen zu ergänzen: Epipleuren der Flügeldecken senkrecht gestellt; Hinterecken es Halsschildes breit abgerundet und nicht verlängert; Mesosternum zwischen en Mittelhüften distalwärts über das Metasternum ragend und gewölbt; Mespimeren reduziert; Met-Episterna schmal, mehr oder weniger parallelseitig; let-Epimeren sehr klein.

In die Gattung *Scaphicoma* gehört auch die vierte von Achard beschriebene rt der Gattung, *Lepteroscapha antennalis* [1], sowie mehrere von Pic, Heller und hampion als *Toxidium* beschriebene Arten.

Von Ceylon sind nur zwei Arten bekannt, geworden.

1 Fühlerglied 4 etwa so lang wie das 5., das 6. Glied mindestens 1,8 mal länger als das 3. und auch länger als das 5. Glied. Das 1. freiliegende Sternit mit feiner punktierter Mikroskulptur. Halsschild, abgesehen von dem dunklen Seitenrand, an den Seiten hell. Flügeldecken zwischen der dunklen Nahtgegend und den Seiten einfärbig hell. Körper schmäler, Punktierung der Flügeldecken feiner und spärlicher. . . . . *flavovittata* Motschulsky

- Fühlerglied 4 merklich kürzer als das 5., das 6. Glied kaum 1,25 mal länger als das 3. und kürzer als das 5. Glied. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur. Halsschild an den Seiten dunkel. Flügeldecken zwischen der dunklen Nahtgegend und den Seiten noch mit einem dunklen Längsstriefen in der distalen Hälfte. Robuster, Flügeldecken gröber und dichter punktiert . . . . . . *nigrovittata* (Achard)

Scaphicoma flavovittata Motschulsky

:aphicoma flavovittata Motschulsky, 1863: 436. Holotypus ♀: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus. Moskau).

'pteroscapha filiformis Achard, 1921: 90. Holotypus ♂: Nuwara Eliya/Ceylon (Mus. Praha) — **syn. n.**

Obwohl der Typus von *flavovittata* nicht im besten Zustand ist, konnte ine Identität mit *filiformis* einwandfrei festgestellt werden. Der ebenfalls einzige ypus von *filiformis* war ursprünglich auf seiner rechten Seite aufgeklebt. An der ɜi sichtbaren linken Seite des 1. freiliegenden Sternits lag angeklebt ein dünner

[1] *L. antennalis* Achard, 1922: 44 wurde nach zwei Syntypen beschrieben. Ein ♂ bezettelt ı. Fernando Poo, Musola 600—800 m s. m. I—III. 1920 L. Fea" designiere ich als Lectotypus lus. Praha), das zweite ♂ bezettelt „Fernando Poo" als Paralectotypus (Mus. Genf).

Faden, der einen Bogen hinter die linke Hüfte bildete. ACHARD (1921 : 91) meinte dass dieser der Rand der ungewöhnlich grossen postcoxalen Flächen sei, wa *filiformis* von *palens* und *nigrovittata* scharf differenzieren sollte.

Untersuchtes Material: **Central:** Nuwara Eliya, 1 ♀ (Holotypus) (Nietner) Nuwara Eliya, 1 ♂ (Holotypus von *filiformis*) (Simon); Hakgala, 1700 m, 1 ♂ gesiebt in einer Schlucht an der NE Seite des Berges (Exp. Genf).

Scaphicoma nigrovittata (Achard)

Lepteroscapha nigrovittata ACHARD, 1921: 90. Lectotypus ♀: Dikoya/Ceylon (Mus London).

Dis typische Serie besteht aus zwei Syntypen, beide sind als Typen bezettel und mit gleichen Fundortangaben versehen „Dikoya, 3800—4200 ft. 6.XII.8 —16.I.82 G. Lewis". Das ♀ vom Mus. London designiere ich als Lectotypus das zweite Exemplar, ein ♂ vom Mus. Praha, Inv. No. 18728, wird als Para lectotypus designiert.

Untersuchtes Material: nur die 2 Typen von **Central:** Dikoya (Lewis).

Heteroscaphini Achard
Bironium Csiki

Bironium CSIKI, 1909: 341. Typus-Art: *Bironium longipes* Csiki, 1909; Monotypie.
Heteroscapha ACHARD, 1914: 394. Typus-Art: *Heteroscapha feai* Achard, 1914; Monotypie — **syn. n.**
Scutotoxidium PIC, 1915: 30. Typus-Art: *Scutotoxidium nigrolineatum* Pic, 1915; Monotypie — **syn. n.**
Arachnoscaphula HELLER, 1917: 48. Typus-Art: *Arachnoscaphula trisulcata* Heller, 1917 Monotypie — **syn. n.**

Die Beschreibung von *Bironium* ist nicht nur vage, sie führt durch den Satz „Ex affiniate generis Amalocera Er." zu falschen Schlüssen. Deshalb konnte ACHARD (1914 : 395) *Heteroscapha* für eine isoliert stehende Gattung halten Erst später (1924 : 31) stellte er die nähere Beziehung zwischen diesen zwei „Gattungen" fest. Seine Beschreibung von *Heteroscapha* und der einzigen Art *feai* enthält zwei Fehler, die zu der Aufstellung der synonymen Gattung *Scutotoxidium* Pic führten. Achard übersah das zum ziemlich grossen Teil freiliegende Scutellum sowie den proximalen Abschnitt der Nahtstreifen der Flügeldecken, der zwar ausgesprochen fein ist, jedoch wie bei *Bironium longipes* nach aussen gebogen ist und ziemlich weit parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken verläuft.

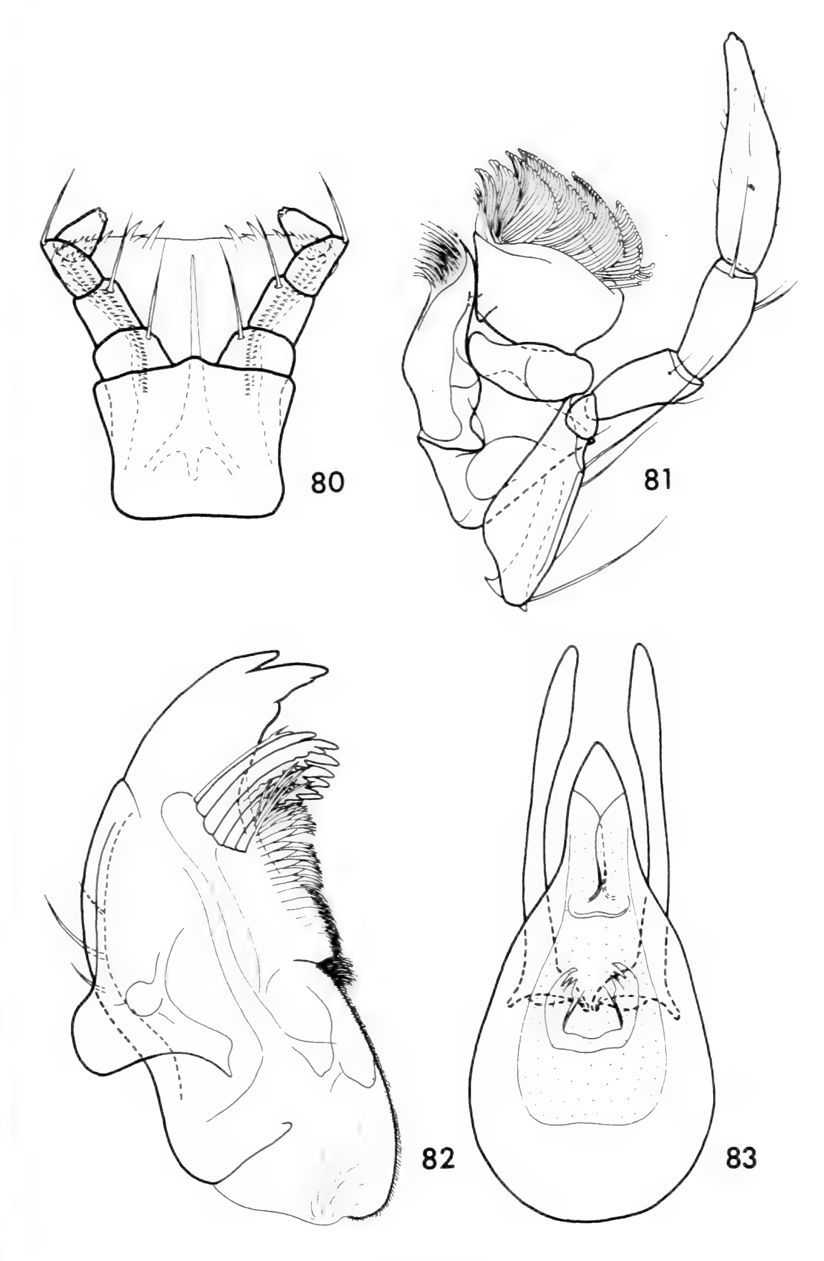


ABB. 80 bis 83.

Bironium nigrolineatum (Pic).
. Labium mit Palpen und mit Hypopharynx; 81. Maxille mit Palpus; 82. Linke Mandibula; 83. Aedoeagus, Dorsalansicht.

Pic (1915 : 30) fand, dass *Scutotoxidium* „Voisin du genre Heteroscaph Ach. par la structure des antennes, mais écusson distinct et élytres munis d'un strie basale" ist. Diese Unterschiede existieren also nicht.

Schliesslich lassen die Beschreibung und Abbildung von *Arachnoscaphul trisulcata* schon vermuten, dass es sich auch hier um eine Art der Gattun *Bironium* handelt. Aus der Beschreibung geht hervor, dass Heller weder vo *Bironium*, noch von *Heteroscapha* oder *Scutotoxidium* wusste: „... zeichnet sic von allen Scaphidiidae durch die langen Beine aus, ...". Die Abbildung de Fühler, die abgebrochen waren, sind eine Rekonstruktion des Autors; sein Vermutung, dass das 3. Fühlerglied wie bei *Scaphisoma* kurz ist, stimmt nicht Auch Heller übersah das Scutellum.

Die Untersuchung der Typen der Typus-Arten von *Bironium*, *Heteroscapha* *Scutotoxidium* und *Arachnoscaphula*, einer Reihe weiteren „*Heteroscapha*" Arte sowie mehreren noch unbeschriebenen *Bironium*-Arten zeigte, dass sie sich nu durch artspezifische Merkmale unterscheiden. (Grösse, Färbung, Punktierung Länge der einzelnen Fühlerglieder und der Beine, Form des Aedoeagus). Di wichtigsten Merkmale, wie die Körperform, Lage der Fühlerinsertion, star verlängerte und fadendünne Fühlerglieder 3—11, verlängerte Beine, weit vonein ander liegende Mittel- und Hinterhüften, abgerundete Hinterecken des Hals schildes, reduzierte Epipleuren, schmale Met-Episterna mit verlängerten inneren Apikalwinkel, Form der Met-Epimeren, mit den Mes-Episterna ver wachsenes Mesosternum, bleiben bei allen dieselben.

Bironium nigrolineatum (Pic)

Scutotoxidium nigrolineatum Pic, 1915: 31. Holotypus ♂: Ceylon (Mus. Paris).

Untersuchtes Material: **Central:** Peradeniya, 1 Ex. (Humbert); Kandy etwa 700 m, Hügeln an der Süd-Seite des Stausees, 1 Ex. gesiebt in Wald, 55 Ex unter Rinde einiger grosser, stark verpiltzer Strünke (Exp. Genf). „Ceylon Nietner", 1 Ex. (Holotypus).

Neue Taxa beschrieben in dieser Arbeit

Eubaeocera mussardi sp. n., *serendibensis* sp. n., *brevicornis* sp. n., *lenta* sp. n. *frigida* sp. n., *pigra* sp. n., *longicornis* sp. n., *ceylonensis* sp. n., *monstrosa* sp. n., *paradoxa* sp. n.

Scaphisoma perbrincki sp. n., *egregium* sp. n., *rarum* sp. n., *impar* sp. n., *nietneri* sp. n., *besucheti* sp. n., *spurium* sp. n., *mussardi* sp. n., *anderssoni* sp. n. *cederholmi* sp. n.

caphobaeocera delicatula sp. n., *stipes* sp. n., *mussardi* sp. n.
aeotoxidium gen. n., *lanka* sp. n., *gagatum* sp. n., *elegans* sp. n.
oxidum zebra sp. n., *oblitum* sp. n., *simulans* sp. n., *pygmaeum* sp. n., *montanum* sp. n.

Neue Synonyme und Kombinationen

caphidium hexaspilotum (Achard, 1924) **comb. n.** (von *Scaphidiolum*).
ubaeocera inaequicornis (Champion, 1927) **comb. n.** (von *Baeocera*).
caphobaeocera minuta (Achard, 1919) **comb. n.** (von *Toxidium*).
oxidium indicum Achard, 1914 = *pygidiale* (Pic, 1916) **syn. n.** (von *Scaphosoma*).
caphicoma Motschulsky, 1863 = *Lepteroscapha* Achard, 1921, **syn. n.**
caphicoma flavovittata Motschulsky, 1863 = *filiformis* (Achard, 1921) **syn. n.** (von *Lepteroscapha*).
ironium Csiki, 1909 = *Heteroscapha* Achard, 1914, **syn. n.** = *Scutotoxidium* Pic, 1915, **syn. n.** = *Arachnoscaphula* Heller, 1917, **syn. n.**

LITERATUR

CHARD, J. 1914. *Un Scaphidiide nouveau de Birmanie (Col.)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 394—396.
— 1915. *Descriptions d'espèces nouvelles de Scaphidiides (Coléoptères)*. Annls. Soc. ent. Fr. 83: 555—562.
— 1915. *Synonymie de quelques Scaphidiidae (Col.)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 291—292.
— 1919. *Descriptions de nouveaux Scaphidiidae (Col.) du Sikkim*. Bull. Soc. ent. Fr.: 362—365.
— 1921. *Notes sur les Scaphidiidae du Musée de Leyde*. Zool. Mededeel. 6: 84—91.
— 1922. *Essai de groupement des espèces du genre Scaphidium Ol. (Col. Scaphidiidae)*. Fragm. ent. Prague: 10—13.
— 1922. *Observations sur quelques Scaphidium Ol. (Col. Scaphidiidae)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 260—263.
— 1922. *Descriptions de Scaphidides nouveaux (Col. Scaphidiidae)*. Fragm. ent. Prague: 35—45.
— 1924. *Nouvelles espèces de Scaphidiolum de la faune indomalaise (Col. Scaphidiidae)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 150—153.
— 1924. *Essai d'une subdivision nouvelle de la famille des Scaphidiidae*. Annls. Soc. ent. Belg. 65: 25—31.
HAMPION, G. C. 1927. *Some Indian Coleoptera (24)*. Ent. Monthly Mag. 63: 267—279.
SIKI, E. 1909. *Coleoptera nova in Museo nationali hungarico II*. Annls. hist.-nat. Mus. natn. hung. 7: 340—343.
RICHSON, W. F. 1845. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands*. Erste Abteilung. Coleoptera. Band 3. Berlin.
IELLER, K. M. 1917. *Scaphidiidae von den Philippinen*. Wien. ent. Ztg. 36: 41—50.

LÖBL, I. 1969. *Revision der paläarktischen Arten der Tribus Toxidiini (Col. Scaphidiidae)*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 42: 344—350.

— 1970. *Revision der paläarktischen Arten der Gattungen Scaphisoma Leach und Caryoscapha Ganglbauer der Tribus Scaphisomini (Col. Scaphidiidae)*. Rev. suisse Zool. 77: 727—799.

MOTSCHULSKY, V. 1859. *Insectes des Indes orientales, et de contrées analogues*. Etudes ent. Helsingfors 8: 25—118.

— 1863. *Essai d'un catalogue de l'île Ceylan*. Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir. 36, 2. part No. 2: 421—532.

NIETNER, J. 1859. *Un séjour sur l'île Ceylan*. Etudes ent. Helsingfors 8: 15—24.

PIC, M. 1915. *Diagnoses de nouveaux genres et nouvelles espèces de Scaphidiides*. Echange 31: 30—32.

— 1916. *Notes relatives à divers Scaphidiidae (Col.)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 49.

— 1916. *Diagnoses spécifiques*. Mélang. exot.-ent. 17: 8—20.

— 1920. *Coléoptères exotiques en parti nouveaux*. Echange 36: 22—24.

REITTER, E. 1880. *Die Gattungen und Arten der Coleopteren-Familie: Scaphidiidae meiner Sammlung*. Verh. naturf. Ver. Brünn 18: 35—49.

— 1880. *Scaphidium nigromaculatum Reitter, n. sp.* Ent. Mbl. 2: 170.

SCOTT, H. 1922. *The Percy Sladen trust expedition to the Indian ocean in 1905, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A. Vol. VII. No. IV. — Coleoptera: Scydmaenidae, Scaphidiidae, Phalacridae, Cucujidae (Supplement), Lathridiidae, Mycetophagidae (including Propalticus), Bostrychidae, Lyctidae*. Trans. Linn. Soc. London, 2. Ser. 18: 195—260, 4 pl.

VINSON, J. 1943. *The Scaphidiidae of Mauritius*. Mauritius Inst. Bull. 2: 177—209.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 55: 1007-1036 — Décembre 1971

Untersuchungen zur Funktion der Flugmuskulatur von *Antheraea polyphemus (Lep.)* während der Imaginalentwicklung

von

Liselotte KAUFMANN
aus Basel

Mit 15 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

A. UNTERSUCHUNGEN DER NEUROMUSKULÄREN VORGÄNGE MIT HILFE VON MIKROELEKTRODEN

1. EINLEITUNG

Die Kontraktion von Muskelfasern wird durch einen Reiz ausgelöst. Di Erregung am Nerv-Muskelsystem kann mit elektrophysiologischen Methoden gemessen werden. KUFFLER (1942) gelang es erstmals eine einzelne Muskelfase mit dem sie innervierenden Axon zu präparieren und an solchen Präparaten elektrische Messungen mit Aussenelektroden durchzuführen.

Ein wichtiger Erfolg wurde von GRAHAM und GERARD (1946) durch di Einführung von Glasmikroelektroden mit einer Spitze von nur 0,5 μ Durchmesse erzielt. Dadurch wurde es möglich Potentiale im Innern einer einzelnen Fase abzugreifen.

Bei Insekten wurde die Flugmuskulatur vor allem von PRINGLE (1949), MC CANN und BOETTIGER (1961) sowie IKEDA und BOETTIGER (1965) untersucht MC CANN und BOETTIGER (1961) fanden bei der Untersuchung von Dipteren Hymenopteren und Coleopteren (Ordnungen mit fibrillären indirekten Flug muskeln) zwei funktionell verschiedene Typen von Flugmuskulatur. Für Fliegen und Wespen ist ein gleichmässig rasch ansteigendes Aktionspotential (AP charakteristisch. Coleopteren dagegen zeigen ein AP, das aus einem Endplatten potential (EPP) und einem darüber gelagerten Spike besteht. Die Latenz- und di Anstiegs- und Abstiegszeiten des AP sind hier länger als bei Hymenopteren und Dipteren. Häufig zeigen Muskelfasern von Coleopteren auch nur reine Synapsen potentiale. Die Hemipteren stehen in Bezug auf die Flugmuskulatur zwischen den beiden oben erwähnten Typen.

Untersuchungen von NÜESCH (1965), EIGENMANN (1965) und BASLER (1969 über die Strukturentwicklung der dorsalen Längsmuskeln von *Antheraea poly phemus* und *Antheraea pernyi*, zeigten, dass bereits am 8.—9. Tag der Imaginal entwicklung die Längsdifferenzierung der Myofibrillen beginnt. Am 10. Tag nach Entwicklungsbeginn wird die Querstreifung sichtbar. In der weiteren Entwicklung werden die Myofibrillen durch Längsteilung vermehrt und der Durchmesser der

inzelnen Fasern nimmt zu. In den biochemischen Untersuchungen von EIGEN-IANN (1965) bei *Antheraea pernyi* ist die kontraktile Substanz, das Actomyosin, rstmals am 8. Tag nachweisbar. Am 15. Tag ist bereits 85% des imaginalen ctomyosins vorhanden. Die Bildung der kontraktilen Substanz verläuft also arallel mit der Strukturentwicklung. Entsprechend der schrittweisen Struktur-lifferenzierung und kontinuierlichen Zunahme von Actomyosin hat NÜESCH 1965) festgestellt, dass mit fortschreitender Imaginalentwicklung der Grad der Kontraktionsfähigkeit immer grösser wird. Er konnte die ersten schwachen und treng lokalen Kontraktionen schon zwei Tage vor dem Erscheinen der Quer-treifung beobachten, und bereits vier Tage danach stellte er Zuckungen des anzen Muskels fest.

In der vorliegenden Arbeit wird über Untersuchungen mit Hilfe von Mikro-lektroden an der dorsolongitudinalen Flugmuskulatur von *Antheraea polyphemus* erichtet. Die indirekten Flugmuskeln dieser Tiere entsprechen histologisch dem on PRINGLE (1957) beschriebenen Typ der „close-packed fibres". Es werden vor llem die folgenden Probleme behandelt:

– Feststellen des Zeitpunktes in der Imaginalentwicklung an dem die ersten messbaren Potentialänderungen als Antwort auf elektrische Reizung auftreten.
– Untersuchung der Potentialänderungen im Laufe der Imaginalentwicklung.

Die Resultate der elektrophysiologischen Messungen liessen es als wünschens-vert erscheinen, Veränderungen der Konzentrationen der Na^{+}–, K^{+}–, Ca^{2+}–ınd Mg^{2+}– Ionen während der Imaginalentwicklung zu verfolgen und zu unter-uchen, ob diese in einem direkten Zusammenhang mit den gemessenen elektro-hysiologischen Daten stehen. Es wird eine dünnschichtchromatographische Methode zur Bestimmung des Gehalts der Haemolymphe an Na^{+}–, K^{+}–, Ca^{2+}–ınd Mg^{2+}– Ionen beschrieben.

Herrn Prof. Dr. H. Nüesch, meinem verehrten Lehrer, möchte ich für das rosse Interesse, das er dieser Arbeit entgegengebracht hat, sowie für seine Rat-chläge und seine stete Hilfsbereitschaft an dieser Stelle herzlich danken.

Ebenso bin ich Herrn Dr. F. A. Steiner für seine wertvolle Hilfe und die ielen Anregungen zu bestem Dank verpflichtet.

2. MATERIAL

Für die vorliegende Arbeit wurde *Antheraea polyphemus*, das nordamerikanische Nachtpfauenauge verwendet. Die Tiere stammten zum Teil aus eigener Zucht, zum Teil wurden sie im Handel bezogen. Die Entwicklung im Ei dauert ungefähr 10 Tage. Die geschlüpften Raupen wurden mit Eichenlaub gefüttert und während acht Stunden ro Tag dem Licht ausgesetzt, damit sie nach der Verpuppung in eine Diapause über-ingen. Die Entwicklung bis zur Diapausepuppe dauerte ca. 7—8 Wochen. Die Diapause

kann verkürzt werden, wenn die Puppe bei nur 2°C aufbewahrt wird. So waren di Tiere bereits nach etwa 10 Wochen wieder entwicklungsfähig. Bei 2°C können di Puppen 1—2 Jahre aufbewahrt werden. Die Imaginalentwicklung dauert bei 25°C einundzwanzig Tage.

3. Methode

Präparation

Von den unter CO_2-Narkose stehenden Tieren wurde die rechte Thoraxhälft wegpräpariert. Dabei musste darauf geachtet werden, dass die Ganglienkette unverletz in der linken Hälfte des Thorax verblieb. Das Tier wurde darauf in ein Plastilinbet gelegt und mit Klebstreifen festgehalten. Um die Melaninbildung des Blutes zu ver hindern, wurden wenige Kristalle Phenylthioharnstoff (Williams, 1946) in die offen Thoraxhälfte gestreut. Eine Ringerlösung wurde nicht verwendet, um bei den Messunge keine falschen Ioneneinflüsse zu erhalten.

Stimulation

Die Stimulation erfolgte mit zweipoligen Platinelektroden, die bis zur Spitze gu isoliert waren. Sie wurden mit einem Manipulator an das Mesothoraxganglion angelegt Es wurden mit einem Grass S4 Stimulator, der zur Verringerung des Stimulusartefakts mit einem SIU 4 (Stimulus isolation unit) verbunden war, monophasische Recht eckimpulse von 1 msec. Dauer appliziert.

Mikroelektroden

Die elektrischen Antworten des Muskels auf einen Reiz wurden intrazellulär mi Glasmikroelektroden in der dorsolongitudinalen Flugmuskulatur abgeleitet. Die Glas kapillaren wurden mit einem horizontal ziehenden Mikropipettenziehgerät so aus gezogen, dass ihre Spitzen einen Durchmesser von weniger als 1 μ hatten. Sie wurder anschliessend nach der Methode von Tasaki *et al.* (1954) in Methylalkohol eingetauch und so in einen Exsiccator gebracht. Dieser wurde während 10 Minuten an eine Wasser strahlpumpe angeschlossen. Auf diese Weise werden auch die feinsten Spitzen mi Methanol gefüllt. Werden die so gefüllten Elektroden in bidest. Wasser gestellt, sc wird in den Kapillaren das Methanol langsam durch Wasser ersetzt. In Wasser könner die Elektroden während 1—2 Wochen im Kühlschrank aufbewahrt werden. Vor dem Gebrauch wurde das Wasser in den Mikroelektroden durch 3N KCl Lösung ersetzt Dabei musste darauf geachtet werden, dass keine Luftblasen entstanden. Nach etwa 20 Stunden ist das KCl bis in die Spitze diffundiert. Der Widerstand der so hergestellten Elektroden betrug 10—30 MΩ. Ein chlorierter Silberdraht stellte die Verbindung zwischen der 3N KCl Lösung in der Mikroelektrode und dem Kathodenfolger [1] dar.

Um eine Potentialdifferenz zwischen dem Metall und der Flüssigkeit zu verhindern, wurde der Silberdraht in 0.1 N HCl an einer 1.5 V Batterie chloriert. An der Cuticula wurde eine indifferente, ebenfalls chlorierte Silberelektrode befestigt und so der Strom kreis geschlossen.

---

[1] Hergestellt von J. F. Tönnies, Dr.-Ing., Freiburg i.Br. Oszillograph und Stimulator waren mit Mitteln angeschafft worden, die meinem Lehrer vom Schweiz. Nationalfonds zur Verfügung gestellt wurden.

Registrierapparatur

Die elektrischen Vorgänge wurden über einen Kathodenfolger und einen Vor-rstärker mit einem Kathodenstrahloszillographen [1] und einem Lautsprecher [1] sichtbar ıd hörbar gemacht. Mit einer Universalregistrierkamera [1] konnten die Kurven photo-aphiert werden.

Nach beendetem Versuch wurden die Tiere fixiert. Für die Altersbestimmung urde die Zeittabelle der Imaginalentwicklung von *Antheraea pol.* von NÜESCH (1965) ›rwendet.

4. RESULTATE

a) Imago

Ruhepotential (RP)

An der Membran einer Muskelzelle kann im Ruhezustand eine Potential-fferenz, das Ruhe- oder Membranpotential, gemessen werden. Der extra-llluläre Raum verhält sich gegenüber dem intrazellulären positiv.

RP können nach LING und GERARD (1949) mit Mikroelektroden gemessen erden. Im Moment des Einstichs der Mikroelektrodenspitze durch die Muskel-ısermembran ins Zellinnere, erfolgt ein Potentialsprung, der dem Ruhepotential ıtspricht. Dieser wird nur in seiner vollen Höhe erhalten, wenn die Membran eim Eindringen der Mikroelektrode unverletzt bleibt, so dass keine Kurzschlüsse wischen dem Zellinneren und dem extrazellulären Raum auftreten. Der Faser-urchmesser der imaginalen dorsolongitudinalen Flugmuskulatur von *Antheraea ernyi* beträgt nach EIGENMANN (1965) im Mittel 44 μ. Dabei sind Verletzungen, ie das Membranpotential erniedrigen, nur schwer zu vermeiden. Es ist deshalb nzunehmen, dass die höchsten Messwerte dem absoluten Membranpotential m nächsten kommen.

Die Muskelfasern sind von einem dichten Tracheennetz umgeben. Das indringen der Mikroelektrode in eine einzelne Faser bietet deshalb oft Schwierig-eiten, die aber überwunden werden können, indem man die Elektrode mit em Mikromanipulator etwas zurückzieht und dann langsam wieder vorschraubt, is ein Potentialsprung in negativer Richtung erfolgt.

Das RP wurde bei 5 Tieren in 17 Fasern gemessen. Seine mittlere Höhe eträgt 43 mV (Tab. 1 *a*). HUDDART (1966a) erhält beim gleichen Tier am Flexor bialis Muskel des Mesothorax ein mittleres RP von 48 mV. Die oberflächlichen asern zeigten schon kurze Zeit nach der Präparation ein kleineres RP. Für ie Messungen wurden deshalb tiefer liegende Fasern verwendet, die noch von laemolymphe umgeben waren.

TABELLE 1 *a*

Ruhepotentiale und Aktionspotentiale (Imago)

	RP	AP	Latenz	Anstiegszeit
Mittelwert	43 mV	38 mV	4.8 msec.	4.5 msec.
Bereich	38-54 mV	28-50 mV	3.8-6.2 msec.	3.0-6.5 msec.
Zahl der Messungen	5 Tiere 17 Fasern	5 Tiere 23 Fasern	6 Tiere 21 Fasern	5 Tiere 19 Fasern

II. Aktionspotential (AP)

Ein elektrischer Reiz am Ganglion löst an der imaginalen Muskelfaser membran ein Aktionspotential aus. Dabei wird der extrazelluläre Raum gegenübe dem intrazellulären für kurze Zeit negativ. Kurz nachdem das AP sein Maximur

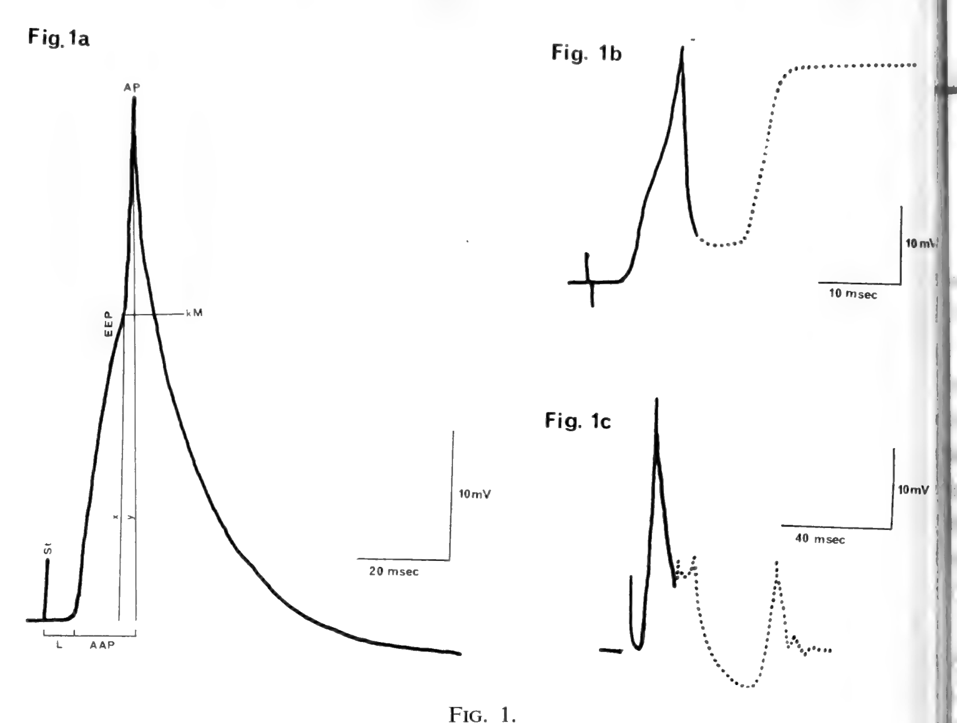


FIG. 1.

Aktionspotentiale (Imago).

a) "ideale" Potentialkurve; *b)* und *c)* Kurven mit Bewegungsartefakten (gestrichelte Linien) AP = Aktionspotential, AAP = Anstiegszeit des Aktionspotentials, EPP = Endplattenpotential, (anstatt EEP sollte es in Fig. 1a EPP heissen). kM = kritisches Membranpotential L = Latenz, St = Stimulusartefakt, x = Amplitude des EPP, y = Amplitude des AP.

·reicht hat, wird der Impuls vom Muskel mit einer kurzen aber heftigen Zuckung ·antwortet. Die starke Bewegung des Muskels kann bewirken, dass die Elektro-·nspitze nicht im Faserinnern verbleibt, dass sie abbricht, oder dass die Muskel-·ser verletzt wird. In diesen Fällen werden auf dem Oszillographen von der ·ormalen Potentialkurve (Fig. 1 *a*) abweichende Bilder, (vgl. Fig. 1 *b*, *c*) erhalten. ·ie in Fig. 1 *b* und *c* gestrichelt angegebenen Kurventeile werden als Bewegungs-·tefakte bezeichnet. Da die Spitze des AP aber noch vor Beginn der Kontraktion ·reicht wird und die Bewegungsartefakte erst in der absteigenden Phase des AP ·uftreten, kann auch bei diesen Messungen wenigstens die Höhe des AP bestimmt

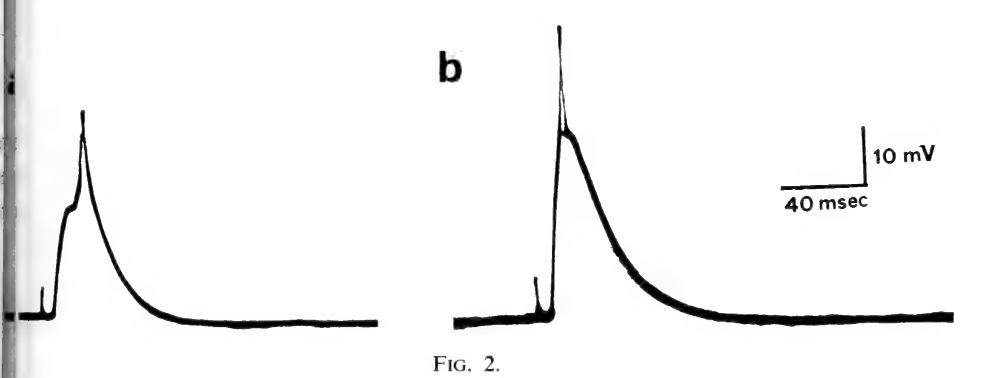


FIG. 2.

Imaginale Aktionspotentiale mit starken Einbuchtungen in der ansteigenden *a)* oder absteigenden *b)* Phase.

·erden. Fig. la stellt den Verlauf einer typischen Potentialkurve bei der Imago ·ar. Unmittelbar nach dem elektrischen Reiz folgt eine Latenzperiode (L). Sie ·t in allen Fasern und bei allen Tieren ungefähr gleich lang und beträgt ca. · msec. Darauf wird die Muskelfasermembran an der Endplatte depolarisiert, ·as RP bricht zusammen. Der zugehörige Potentialsprung kann gemessen werden ·nd wird als Endplattenpotential (EPP) bezeichnet. Hat das EPP das kritische ·Membranpotential (kM) erreicht, wird das AP ausgelöst. Das eigentliche AP ·eht von der kritischen Membranspannung aus. Es setzt sich zum Teil mit einer ·eutlichen Einbuchtung vom EPP ab, d. h. die Depolarisationsgeschwindigkeit ·t für kurze Zeit etwas geringer (Fig. 2 *a*).

Das Maximum des AP wird innert 3—7 msec erreicht (AAP). Die Steigung ·er Potentialkurve beträgt dabei 4—9 V/sec. Vom Moment des Reizes an dauert ·s also nur etwa 8—12 msec bis der Peak des AP erreicht ist. Hat das AP seine ·olle Höhe erreicht, so erfolgt eine rasche Repolarisation der Membran. Das ·AP läuft aber während der Repolarisation nicht immer glatt in das ursprüngliche ·RP ein. Häufig wird der Abfall für kurze Zeit verzögert, so dass die Potential-·urve einen Absatz aufweist (Fig. 2 *b*). Die Dauer der absteigenden Phase lässt

sich nur ungenau bestimmen, da das Ende der Potentialkurve sehr flach in de Wert des RP hineinläuft. Die Amplituden der RP und der AP, die Latenzze und die Anstiegszeit für die Imago sind in Tab. 1 *a* gegeben. Nur bei 2 Tiere überschreiten die Aktionspotentialkurven die Nullinie um 1—2 mV. Dies als „overshoot“ bezeichnete Erscheinung ist nach Mc Cann und Boettige (1961) für die Flugfähigkeit nicht zwingend notwendig. Mit zunehmende Stimulusstärke bleibt die Amplitude des AP unverändert, d. h. für die Höhe de AP ist es gleichgültig, ob das kritische Membranpotential gerade erreicht ode wesentlich überschritten wird. Die Reizschwelle variierte in meinen Versuche stark. Es wurde ebenfalls festgestellt, dass am Anfang des Versuchs für die erste AP eine grössere Reizintensität notwendig war. Nach einigen erfolgreiche Reizungen wird es möglich, weitere AP mit geringeren Stimuli auszulösen.

Nach längerer Versuchsdauer verschwinden die AP und es erscheinen nu lokale Potentiale. Der Muskel ist entartet, er hat seine normale Reaktions fähigkeit verloren.

b) 21. Tag nach Entwicklungsbeginn

Der 21. Tag nach Entwicklungsbeginn ist nach Nüesch (1965) der Schlüpftag Das Tier hat die Exuvialflüssigkeit resorbiert und der Körper ist trocken. Da baldige Schlüpfen der Imago äussert sich am geschlossenen Kokon durch Feucht werden der Schlüpfseite.

I. Ruhepotential

Es wurden in vier Versuchen die RP von 24 verschiedenen Fasern gemessen Ihr mittlerer Wert beträgt 44 mV (Streuung der Werte 37—54). Das RP ist als vor und nach dem Schlüpfen unverändert.

II. Aktionspotential und Endplattenpotential

Es wurden neun Tiere untersucht. Für vier davon wurden die gleicher Resultate gefunden wie für die Imago: Die Muskelfasern beantworteten einen einzelnen Rechteckimpuls mit einem Aktionspotential (Fig. 3). Bei einem Tier zeigten die Muskelfasern nur ein End-plattenpotential, aber kein AP. Vier der neun Versuchstiere zeigten bei einigen Fasern schwache Andeutungen eines AP und stehen in ihrer Entwicklung somit zwischen den beiden oben erwähnten Gruppen. In allen Fällen kontrahierte sich der dorsolongitudinale Muskel, unabhängig davon, ob durch den Reiz ein

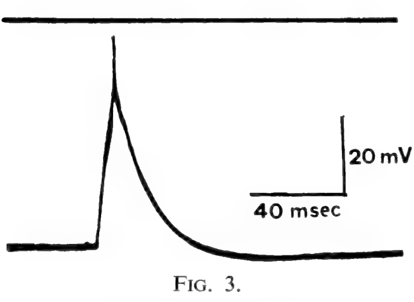


Fig. 3.
Aktionspotential, 21. Tag nach Entwicklungsbeginn.

P ausgelöst wurde oder nicht. Die unterschiedlichen Resultate innerhalb einer ruppe scheinbar gleichaltriger Tiere deuten darauf hin, dass während des tzten Entwicklungstages mehrere physiologisch verschiedene Stadien durchlaufen erden, die anhand der Tageseinteilung nach morphologischen Gesichtspunkten NÜESCH, 1965) nicht erfasst werden.

Tiere mit imaginalen Potentialen

Für verschiedene Fasern wurden die Grössen RP, AP, EPP, Anstiegszeit nd Nachpotential gemessen. Dabei können folgende Beziehungen festgestellt erden:

) Fasern mit kleinem RP haben ein kleineres AP als solche mit einem grossen RP (Tab. 1 *b*).

TABELLE 1 *b*

Verhältnis zwischen RP *und* AP

RP	AP	RP: AP
32 mV	28 mV	1.1
33 mV	31 mV	1.1
38 mV	33 mV	1.2
38 mV	33 mV	1.2
41 mV	36 mV	1.1
42 mV	37 mV	1.1
46 mV	40 mV	1.2
48 mV	40 mV	1.2
54 mV	43 mV	1.3

Die Werte in einer Zeile wurden jeweils in derselben Faser gemessen.

) Das EPP ist bei einer Faser mit kleinem RP ebenfalls kleiner als bei einer solchen mit grossem RP oder anders ausgedrückt: Das Endplattenpotential ist bei einer Faser mit grossem AP grösser als bei einer Faser mit kleinem AP.

) Die Anstiegsgeschwindigkeit des AP und des EPP ist grösser bei Fasern mit grossem RP, AP und EPP als bei einer Faser mit kleinem RP, AP und EPP (Fig. 4).

) Ein grosses AP ist gekoppelt mit einem schwach positiven Nachpotential, d. h. das AP fällt unter den Wert des RP, nimmt darauf wieder zu und geht in ein langgezogenes negatives Nachpotential über (Fig. 5 *a*). Bei einem kleinen AP ist kein positives Nachpotential zu beobachten. Bevor die Ausgangslage erreicht ist, wird die Steilheit der Potentialkurve kleiner, für kurze Zeit sogar

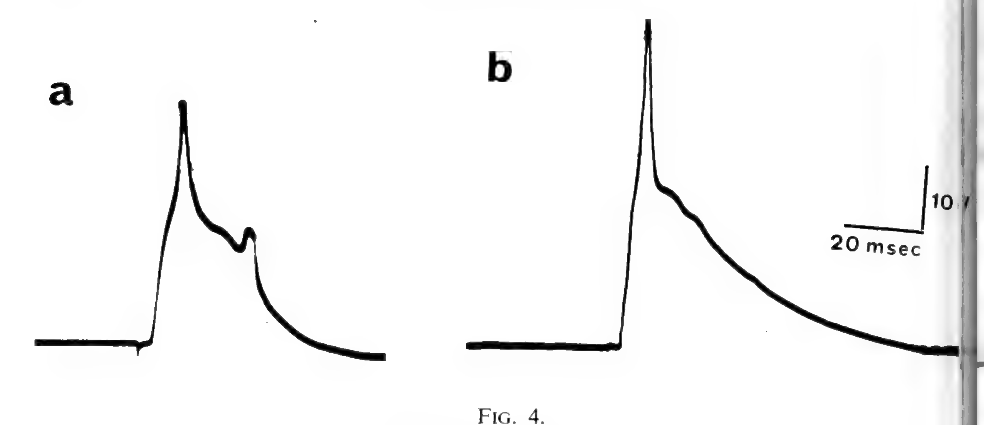


FIG. 4.
Aktionspotential, 21. Tag.
a) kleines AP mit geringer Anstiegsgeschwindigkeit;
b) grosses AP mit grosser Anstiegsgeschwindigkeit.

null, so dass ein Absatz entsteht. Dann kehrt die Kurve langsam auf de Wert des RP zurück (Fig. 5 *b*). Die Dauer des Nachpotentials kann nich genau bestimmt werden, da es sehr langsam in das RP übergeht.

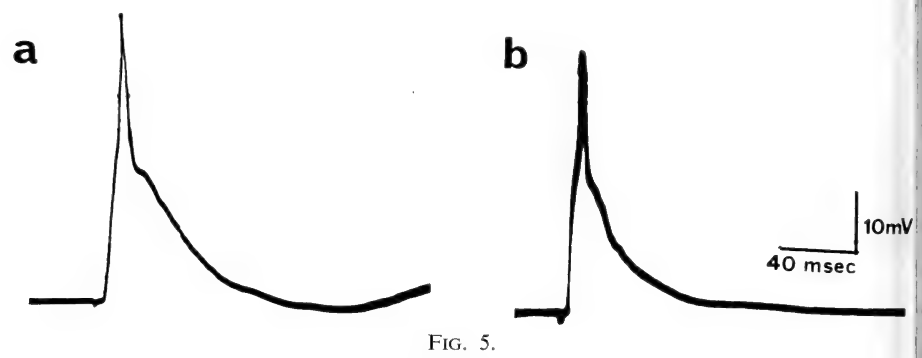


FIG. 5.
Aktionspotentiale vom 21. Tag nach Entwicklungsbeginn.
a) AP mit grosser Amplitude und positivem Nachpotential;
b) AP mit kleiner Amplitude und negativem Nachpotential.

Bei wiederholtem Reiz (36 pro Minute) wird nicht jeder Reiz gleich beant wortet. Der erste Reiz zeigt ein AP mit einer deutlich grösseren Amplitude al die darauffolgenden, d. h. dass der zweite und die folgenden Reize noch während der relativen Refraktärzeit des vorausgegangenen Potentials stattfinden. Während dieser Zeit ist die Erregbarkeit geringer als vor der Auslösung des ersten Reizes. Die Beziehungen a—d gelten auch hier. Dazu kommt, dass während der Reizfolge die kritische Membranspannung manchmal nicht überschritten wird, so dass nur eine lokale Antwort erscheint (Fig. 6).

. *Tier mit rein lokalen Potentialen (EPP)*

Das lokale Potential beginnt nach der Latenzzeit gleichmässig rasch bis u seinem höchsten Punkt anzusteigen. Hat es diesen erreicht, fällt es in einer latt verlaufenden Kurve wieder auf den Wert des RP der Fasermembran zurück.

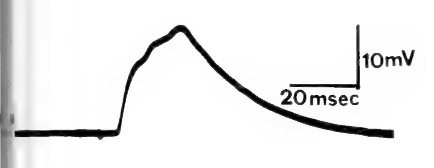


FIG. 6.
inzelne lokale Antwort bei einem Tier vom l. Tag während einer Folge von Reizen.

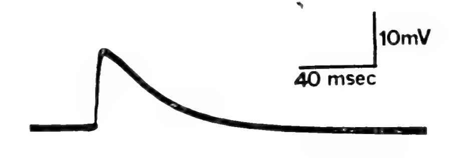


FIG. 7.
EPP, 21. Tag nach Entwicklungsbeginn.

)ie Repolarisationsgeschwindigkeit nimmt dabei kontinuierlich ab. Fig. 7 ꞌigt ein typisches, rein lokales Potential. Verglichen mit den manchmal bei der nago zu beobachtenden EPP (vgl. Fig. 2 *a*), sind die hier im Durchschnitt ꞌfundenen EPP-Werte kleiner. Das bedeutet, dass das kritische Membranpotential ır nicht erreicht wird und deshalb auch kein AP ausgelöst werden kann.



FIG. 8.
"graduated" EPP bei einem Tier vom 21. Tag.
a) EPP bei geringer Stimulusstärke;
b) EPP bei grösserer Stimulusstärke.

Die EPP zeigen je nach Reizstärke zwei verschieden grosse Amplituden 'ig. 8). Wird die Stimulusstärke vergrössert, bis zu einem Punkt, an dem gerade ne Antwort erfolgt, so erscheint das kleinere Potential (a in Tab 2). Mit weiter ınehmender Reizstärke erscheint zunächst immer noch dieses kleine EPP; ɔn einer bestimmten Reizstärke an erfolgt der grössere Aussschlag (b in Tab 2). ie beiden kritischen Stimulusstärken sind, wohl wegen verschiedener Applikation ꞌr Reizelektroden, von Experiment zu Experiment verschieden. Es wurde

festgestellt, dass die Amplitude des grösseren EPP ungefähr doppelt so gros ist wie diejenige des kleineren (Tab. 2).

TABELLE 2

EPP-Werte bei Tieren am 21. Entwicklungstag

a	b
5,2 mV	10,25 mV
4,8 mV	10,0 mV
4,4 mV	10,3 mV
7,8 mV	14,8 mV

Die Werte in einer Zeile wurden jeweils in derselben Faser gemessen.

Übergangsstufen zwischen den beiden Potentialen wurden nie gefunde Auch ergab eine weiter verstärkte Reizintensität keine Erhöhung des Potentia mehr. Die Anstiegsgeschwindigkeit ist beim kleineren Potential geringer a beim grossen. Das stimmt mit der für Tiere vom 21. Entwicklungstag erwähnte Beziehung, dass ein kleines EPP eine geringere Anstiegsgeschwindigkeit hat a ein grösseres, überein.

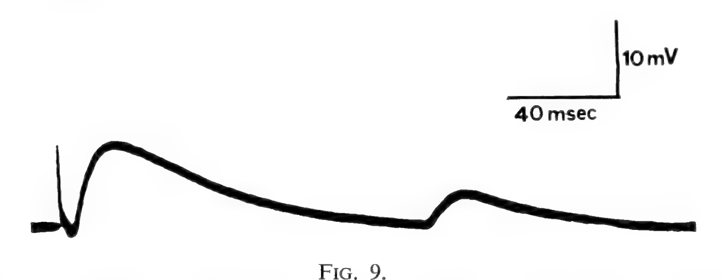


FIG. 9.

Mehrfaches EPP nach einem einzigen Stimulus bei einem Tier vom 21. Tag.

Manchmal konnte bei stark erhöhter Reizintensität durch einen einzige Impuls eine ganze Folge von Potentialen mit verschieden grossen Amplitude ausgelöst werden (Fig. 9). Ähnliche Beobachtungen haben MC CANN un BOETTIGER (1961) an der Flugmuskulatur von Coleopteren gemacht.

3. Lokale Potentiale mit schwach angedeuteten AP

Ein Versuchstier zeigte einige wenige Fasern mit schwachen Andeutunge eines AP (Fig. 10). Das EPP steigt dabei normal bis zu seinem höchsten We an. In diesen Fällen war nun nach einer kurzen stationären Phase noch ei

berlagertes Potential zu beobachten, dessen Amplitude nur drei bis vier Millivolt eträgt. Dieses fällt rasch wieder auf den Wert des EPP zurück. Der weitere erlauf der Potentialkurve gleicht demjenigen bei normalen lokalen Potentialen. ieses schwache überlagerte Potential wird als erstes Anzeichen des imaginalen P gedeutet. In einer Faser (Fig. 11) war dieses Potential schon sehr dem AP ner Imago ähnlich.

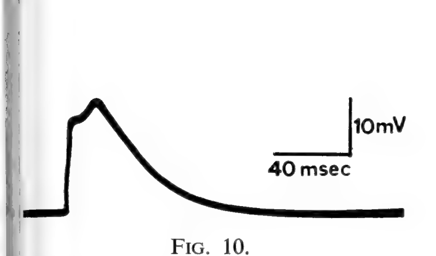


FIG. 10.
PP mit schwacher Andeutung eines AP, 21. Tag.

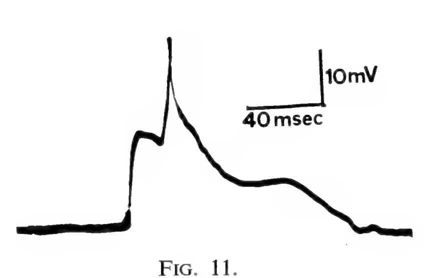


FIG. 11.
EPP mit überlagertem Spike, der aber erst in der absteigenden Phase des EPP beginnt.

In diesem Stadium findet also eine wichtige Veränderung in der Entwicklung er Reaktionsfähigkeit der Muskelfasern statt. Die EPP erreichen den Wert es kritischen Membranpotentials; Reize können jetzt an der Muskelfaser-embran Aktionspotentiale auslösen.

Der Wert des kritischen Membranpotentials kann auf zwei Arten annä-erungsweise bestimmt werden: Erstens durch Ausmessen der Höhe x in Potential-urven wie Fig. 1*a* und zweitens durch Bestimmung des grösstmöglichen EPP bei ist fertig entwickelten Tieren, das ohne Auslösung eines AP erreicht werden ann. Der so bestimmte kritische Wert liegt ungefähr bei 23 mV.

c) Imaginalentwicklung (13.—20. Entwicklungstag)

Ruhepotential

Das RP bleibt vom 13. bis 20. Tag der Imaginalentwicklung unverändert. ereits am 13. Tag konnten RP-Sprünge von bis zu 48 mV gemessen werden. Bei och früheren Stadien war es technisch nicht möglich, RP abzuleiten. Zu Beginn er Imaginalentwicklung liegen die Muskelfasern noch nicht eng gepackt neben-nander, sondern sind durch Fettkörper voneinander getrennt. Deshalb ist es chwierig, mit der Mikroelektrode eine der in diesem Entwicklungsstadium noch ehr dünnen Fasern zu treffen. Der Faserdurchmesser beträgt nach EIGENMANN 965) am 12. Tag erst 25 μ.

II. *Endplattenpotential*

Bei Tieren, die den 13. Entwicklungstag noch nicht erreicht hatten, konnte trotz hoher Reizstärke und hohen Reizfrequenzen auf dem Oszillographe keine EPP gesehen werden.

Wurde der Muskel während der Reizung beobachtet, so war schom am 11 und 12. Tag zum Teil eine schwache, lokale Kontraktion festzustellen. Dabe beantwortete der Muskel aber nicht wie ein imaginaler Muskel jeden einzelne

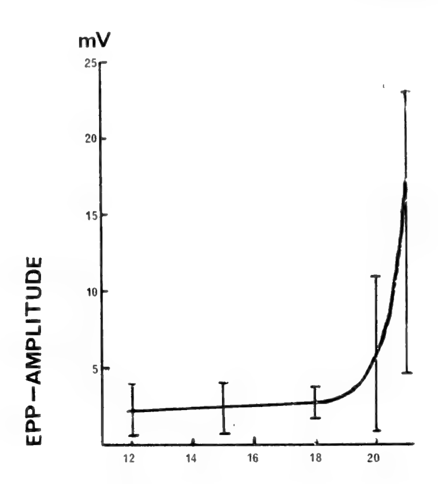


Fig. 12.
Zunahme der Amplitude der EPP während der letzten 10 Entwicklungstage.

Reiz mit einer kurzen Zuckung, sondern er verkürzte sich nur lokal und seh langsam während der Dauer der ersten Reize. Dann schien eine Ermüdung ein getreten zu sein und der Muskel erschlaffte langsam, obwohl gleichzeitig weite gereizt wurde. Diese Erscheinung kann möglicherweise mit der Annahme erklär werden, dass das den Transmitter hydrolysierende Enzym noch nicht genügen aktiv ist, um die Transmittersubstanz abzubauen, so dass es viel länger braucht bis an der Membran wieder der Ruhezustand hergestellt ist. Ähnliche Erschein ungen konnten bei Wirbeltieren durch spezifische Cholinesterasehemmer (Brown *et al.*, 1936; Brown 1937; Eccles *et al.* 1942) erzielt werden.

Am 13. Tag konnten zum ersten Mal Antworten auf einen elektrischen Rei in Form kleiner Potentiale von 0,7—3,9 mV erhalten werden. Bei diesen Ex perimenten steigt die Potentialkurve nach der Latenzzeit regelmässig bis zum Maximum. Dann fällt sie ebenso regelmässig, aber mit bedeutend geringere Neigung wieder auf den Wert des Membranpotentials ab.

Werden diese kleinen Potentiale während der Entwicklung vom 13.—20. Tag verfolgt, so kann eine Zunahme der Amplitude von 0,7 mV am 13. Tag bis auf 11 mV am 20. Tag festgestellt werden. Gleichzeitig nimmt die Anstiegsgeschwindigkeit von 0,2 V pro Sekunde am 13. Tag bis auf 0,8 V pro Sekunde am 20. Tag zu. Auch die Repolarisationsgeschwindigkeit wird grösser. Am 13. Tag betrug ihre Halbwertszeit 300—400 msec, am 20. Tag nur noch 35—45 msec.

Die Zunahme der Amplitude der EPP erfolgt nicht kontinuierlich. Aus Fig. 12 ist ersichtlich, dass sie vor allem nach dem 18. Tag stark anzusteigen beginnt. HAKANSSON (1956) fand bei Muskelfasern des Frosches eine eindeutige Beziehung

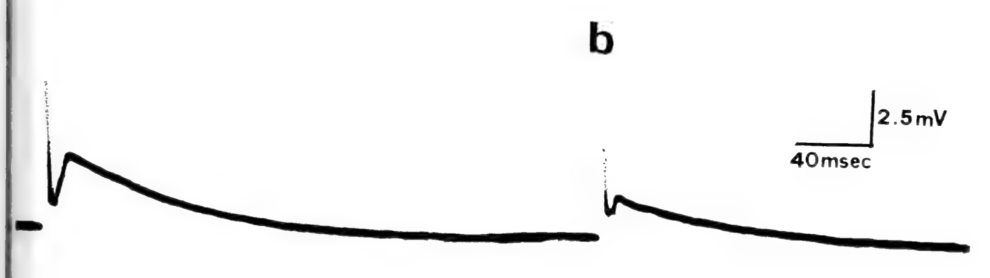


FIG. 13.

"graded" EPP, 19. Tag nach Entwicklungsbeginn.
a) EPP bei grosser Stimulusstärke;
b) EPP bei geringerer Stimulusstärke.

zwischen der Amplitude des AP und dem Faserumfang. Nach EIGENMANN (1965) nimmt der Faserdurchmesser bei *Antheraea pernyi* vom 19. bis 21. Tag noch ziemlich stark zu. Parallell dazu wurde in der vorliegenden Arbeit mit der Zunahme der Faserdicke ein Anstieg der Amplitude des EPP gefunden.

Mit fortschreitender Entwicklung können Potentiale als Antwort auf einen elektrischen Reiz bei immer geringerer Reizintensität erhalten werden, d.h. die älteren Stadien sind elektrisch besser erregbar. Das entspricht der Feststellung von NÜESCH (1965), dass für die Kontraktion mit steigendem Entwicklungsalter eine geringere Reizstärke notwendig wird. Ferner wurde beobachtet, dass erst nach längerer Reizdauer die Fasern mit maximalen Potentialen antworteten, die Amplituden der Endplattenpotentiale werden ständig höher. Noch am 16. Tag beantworten die Muskelfasern die ersten Reize trotz hoher Reizintensität überhaupt nicht. Erst nach mehreren Reizen setzten die ersten kleinen Potentiale ein, deren Amplituden dann nach längerer Reizzeit bis auf einen Maximalwert anstiegen. War dieser einmal erreicht, so konnten Potentiale mit maximaler Amplitude auch bei geringerer Reizintensität erhalten werden.

Vom 13.—17. Tag nach Entwicklungsbeginn konnte mit zunehmender Stimulusstärke nie eine „graduation" (vgl. Fig. 8) erzielt werden. War die Reizschwelle einmal erreicht, so blieben die Amplituden bei weiter steigender Stimulus-

TABELLE 3

EPP Werte bei Tieren vom 19. Tag.

a	b
2,5 mV	4,4 mV
2,3 mV	5,0 mV
2,8 mV	4,6 mV

Die Werte in einer Zeile wurden jeweils in derselben Faser gemessen.

stärke unverändert. Erst am 18. Entwicklungstag wurde zum ersten Mal solch eine „graduation" erhalten (Fig. 13). Aus Tab. 3 ist ersichtlich, dass das Verhältnis vom kleineren zum grösseren Potential auch hier ungefähr wie eins zu zwei ist. Dagegen sind in diesen früheren Entwicklungsstadien die Amplituden der Potentiale, verglichen mit Tab. 2 noch kleiner.

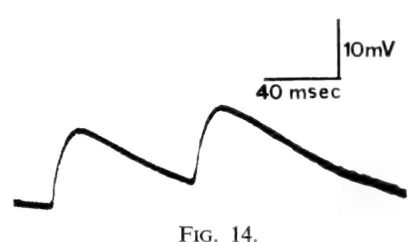


FIG. 14.
Oszillationen nach starker Reizung, 21. Tag.

Oszillationen, wie sie für den 21. Entwicklungstag beschrieben wurden, können auch in früheren Entwicklungsstadien beobachtet werden (Fig. 14). Vor dem 21. Entwicklungstag konnte trotz hoher Reizfrequenz und hoher Reizintensität nie ein AP beobachtet werden.

B. BESTIMMUNG DES IONENGEHALTS DER HAEMOLYMPHE

1. EINLEITUNG

Die Tatsache, dass ein AP erst kurz vor dem Schlüpfen des Tieres auftritt, obwohl die morphologische Differenzierung der Muskelfasern bereits früher abgeschlossen ist, führte zu der Frage, welche Faktoren das Entstehen eines AP beeinflussen.

Es ist bekannt, dass die neuromuskuläre Übertragung bei Insekten durch die Konzentration der Na^{+} –, K^{+} –, Ca^{2+} – und Mg^{2+} –Ionen beeinflusst wird.

— Eine Zunahme der K^{+}-Konzentration bewirkt eine Abnahme des RP, des EPP und des AP. (HAGIWARA und WATANABE, 1954; HOYLE, 1953; HOYLE, 1955; HUDDART, 1966 b).

- HOYLE (1955) fand bei der Wanderheuschrecke, dass mit zunehmender Mg^{2+} – Ionenkonzentration die Amplitude des EPP kleiner wird und dass die Erregbarkeit der Muskelfasermembran abnimmt. Calcium- und Magnesiumionen wirken antagonistisch. WOOD (1957) vermutet, dass die Ca^{2+}– Ionenkonzentration die Freisetzung von Transmittersubstanz beeinflusst.
- Eine Abnahme der Na^{+}– Ionenkonzentration führt, wie WOOD (1957) bei *Carausius morosus* fand, zu einer Verminderung des RP und AP. Aber auch in Abwesenheit von Natriumionen waren trotzdem noch AP zu beobachten. Bei Vertebraten hingegen ist Natrium für die volle Entwicklung von EPP und AP notwendig (FATT und KATZ, 1952).

Seit langem ist zudem bekannt, dass die Haemolymphe herbivorer Insekten, erglichen mit dem Blut der Vertebraten, eine ungewöhnliche Ionenzusammenetzung aufweist. Bei Lepidopteren, Hymenopteren, Chrysomeliden und bei *Carausius* wurde im Vergleich zu Wirbeltieren, eine geringere Natrium-, eine twas erhöhte Calcium- und vor allem eine viel höhere Kalium- und Magnesiumonenkonzentration gefunden (DUCHÂTEAU *et al.*, 1953; DRILHON, 1934; UTCLIFFE, 1963). Bei einer derart hohen K^{+}– Konzentration werden bei Wireltieren die Nervenfasern depolarisiert, so dass gar keine Erregungsleitung mehr tattfinden kann. Um zu erklären, warum bei den Insekten die Erregungsleitung rotz der hohen K^{+}– Konzentration möglich ist, wurden verschiedene Hypotheen aufgestellt:

- HOYLE (1953) postuliert eine Membran, welche das Axon umgibt und die Ionenzusammensetzung in dessen nächster Nähe reguliert. Dadurch könnte in der direkten Umgebung des Axons eine niedrigere K^{+}– Konzentration als in der Haemolymphe erreicht werden.
- Es wurde ferner vorgeschlagen, dass ein Teil der K^{+}– Ionen in gebundener Form vorliegt und so auf die Erregungsleitung keinen Einfluss mehr ausüben kann (BARSA, 1954).

Die bis dahin an *Antheraea pol.* durchgeführten Untersuchungen beschränken ich ausschliesslich auf das Diapausestadium (DRILHON, 1934; CARRINGTON und ENNEY, 1959; SUTCLIFFE, 1963). Bis jetzt ist aber noch nicht bekannt, ob während er Entwicklung der Puppe zum Adulttier eine wesentliche Veränderung in der onenzusammensetzung des Blutes auftritt, die zum Verständnis der erst verältnismässig spät auftretenden Erregungsleitung mithelfen würde. Untersuchungen mit Ringerlösungen von verschiedenen Ionenzusammensetzungen aben gezeigt, dass die elektrische Erregbarkeit der Muskelfasern von Veränerungen des Ionengehalts stark beeinflusst wird. Es schien daher interessant, die eränderungen in der Ionenzusammensetzung der Haemolymphe im Verlauf der

Imaginalentwicklung zu verfolgen und zu untersuchen, ob sie möglicherweis parallel zur Entwicklung der Funktionsfähigkeit der Muskelfasern verlaufen.

Im folgenden wurde eine Bestimmungsmethode für Na^{+}–, K^{+}–, Ca^{2+} und Mg^{2+}– Ionen in der Haemolymphe entwickelt. Für die Versuche wurde Puppen im Diapausestadium und Tiere vom 18. und 21. Tag nach Entwick lungsbeginn verwendet.

2. EXPERIMENTELLER TEIL

a) Gewinnung der Haemolymphe

Zur Blutgewinnung wurde bei den Diapausetieren die Cuticula am Abdome sorgfältig aufgeschnitten. Bei geringem Druck auf den Thorax fliesst Haemo lymphe tropfenweise aus der Schnittstelle aus, ohne Fettzellen mitzuschwemmen Sie wurden in tarierten Zentrifugengläsern gesammelt und dann gewogen. Da di Bestimmung des spezifischen Gewichtes der Haemolmyphe den Wert vo 1,0 g/cm^3 ergeben hatte, entspricht ein Gramm einem Milliliter. Durch Wäge lässt sich die Blutmenge genauer bestimmen als durch Pipettieren; zudem kan so die ganze Probe für die Bestimmung der Ionen verwendet werden. Norma lerweise wurden pro Puppe 1—2 ml Haemolymphe erhalten.

Für die Tiere vom 18. und 21. Tag nach Entwicklungsbeginn war die obe beschriebene Methode der Blutgewinnung ungeeignet. Als besser erwies es sich wenn der Thorax längshalbiert wurde. Durch die Tätigkeit des Herzschlauch gelangt ständig neues Blut in den Thorax, von wo es fortlaufend abgesaug werden konnte. Pro Tier wurden so 0.5—1.0 ml Haemolymphe erhalten. Di Haemolymphe von Imagines wurde nicht untersucht, da es nicht möglich war genügend grosse Blutproben zu gewinnen.

b) Aufarbeitung der Haemolymphe

Für eine Blutuntersuchung wurden jeweils 0.5—1.0 ml Haemolymphe verwendet. Diese wurden zur Ausfällung der Proteine mit 4 ml 10% Trichloressigsäure versetzt und danach der Niederschlag durch Zentrifugation abgetrennt Die überstehende Lösung wurde dekantiert, 3 ml davon mit 3 ml H_2O [1] verdünnt und auf ein mit Ionenaustauscher Amberlite IRA 410 [2] gefülltes Chromato-

[1] Für sämtliche Versuche wurde bidestilliertes Wasser verwendet.

[2] Der Ionenaustauscher musste vor Gebrauch gereinigt und von der Chlorid- in die Acetatform übergeführt werden. Er wurde der Reihe nach mit folgenden Lösungsmitteln aufgeschlämmt und anschliessend filtriert: Methanol; Methanol-Wasser-(1:1); Wasser; zwei mal 2 N Na_2CO_3; zwei mal Methanol; zwei mal Wasser. Dann wurde der gereinigte Ionenaustauscher in ein Chromatographierohr eingefüllt und solange mit 2N Essigsäure eluiert, bis sich im Eluat mit Silbernitrat keine Chlorid-Ionen mehr nachweisen liessen. Der nun in der Acetatform vorliegende Ionenaustauscher wurde noch mit destilliertem Wasser neutral gewaschen. Die Kapazität beträgt ca. 1 mAequivalent pro Gramm feuchtes Harz.

graphierohr gegeben. Nun wurde mit ca. 100 ml bidest. Wasser eluiert (Durchlaufgeschwindigkeit 1 ml/Min.). Das Eluat enthält die anorganischen Ionen in Form ihrer Acetate. Dieser Austausch ist notig, da sich andere Salze für die dünnschichtchromatographische Trennung anorganischer Ionen nicht eignen.

Das Eluat wurde am Rotationsverdampfer im Vakuum (Badtemperatur 50°C) eingeengt, in ein möglichst kleines Kochglas übergeführt und im Stickstoffstrom zur Trockene eingedampft. Der Rückstand wurde in 0.5—1.0 ml 2N Essigsäure (je nach verwendeter Blutmenge) gelöst. Die nun vorliegende Lösung kann zu dünnschichtchromatographischer Auftrennung der Ionen verwendet werden.

c) *Dünnschichtchromatographie*

Nach SEILER *et al.* (1952) lassen sich die Na^+–, K^+–, Ca^{2+}– und Mg^{2+}– Ionen papierchromatographisch mit 96% Aethanol — 2N Essigsäure — (80:20) als Fliessmittel nach der aufsteigenden Methode trennen. Die Laufzeit beträgt dabei 14—16 Std.. Bei der Dünnschichtchromatographie auf Kieselgel mit abs. Aethanol — Eisessig — (100+2) gelingt eine Auftrennung der Na^+–, K^+– und Mg^{2+}– Ionen (SEILER, 1967).

Es konnte gezeigt werden, dass die Trennung aller vier Ionen auf mit Cellulose beschichteten Platten (DC fertig Platten 1440 von Schleicher und Schuell) möglich ist. Die besten Resultate wurden mit abs. Aethanol — Eisessig — (85:15) als Fliessmittel bei doppeltem Lauf (je 10 cm Steighöhe, Laufzeit je 1½ Std.) erhalten. Nach jedem Lauf wurden die Platten ½ Std. bei 60° C getrocknet. Die Ionen wurden durch Besprühen mit einer 1.5% Lösung von Violursäure in Wasser sichtbar gemacht. Diese Lösung wurde jedesmal frisch zubereitet. Nach dem Besprühen wurden die Platten während 20 Min. auf 60° C erwärmt. Die Ionen zeigen folgende Farbreaktionen:
K: blauviolett, Na: rotviolett, Ca: rotorange, Mg: gelb.

Zur quantitativen Auswertung eines Dünnschichtchromatogramms können die Flächen der einzelnen Flecken ausgemessen werden. Die Fleckengrösse ist linear proportional zur aufgetragenen Salzmenge. Wird jedoch eine zu grosse Substanzmenge aufgetragen, so geht diese Proportionalität verloren. Für alle vier Ionen wurde der Bereich ermittelt, in dem die Fleckengrösse linear mit zunehmender Substanzmenge ansteigt. Bei den folgenden Versuchen wurde darauf geachtet, dass die aufgetragenen Vergleichs - und Testlösungen von allen Ionensorten nur soviel enthielten, dass die Linearität gesichert ist.

Für die quantitative Bestimmung der Ionen in den nach Abschnitt 2 hergestellten Testlösungen wurden diese dünnschichtchromatographisch mit Standardlösungen verglichen. Die Standardlösungen wurden so gewählt, dass die Konzentrationen der einzelnen Ionen denjenigen in der Testlösung möglichst nahe kamen. Bei den Diapausetieren erwies sich eine Standardlösung mit einem Gehalt von

10 mg Na^{+}, 3.0 mg K^{+}, 0.6 mg Ca^{2+} und 5.0 mg Mg^{2+} pro ml als geeigne Diese Lösung wurde 1:1 mit Wasser verdünnt, wenn sie zum Vergleich mit vo Tieren vom 21. Tag nach Entwicklungsbeginn stammenden Testlösungen verwende werden sollte.

Fig. 15 zeigt ein Beispiel einer dünnschichtchromatographischen Bestim mung des Ionengehalts der Haemolymphe. Aufgetragen wurden je zweima 10 µl und 15 µl einer aus Haemolymphe gewonnenen Testlösung sowie 2, 4, 6, 8 und 10 µl der geeigneten Standardlösung.

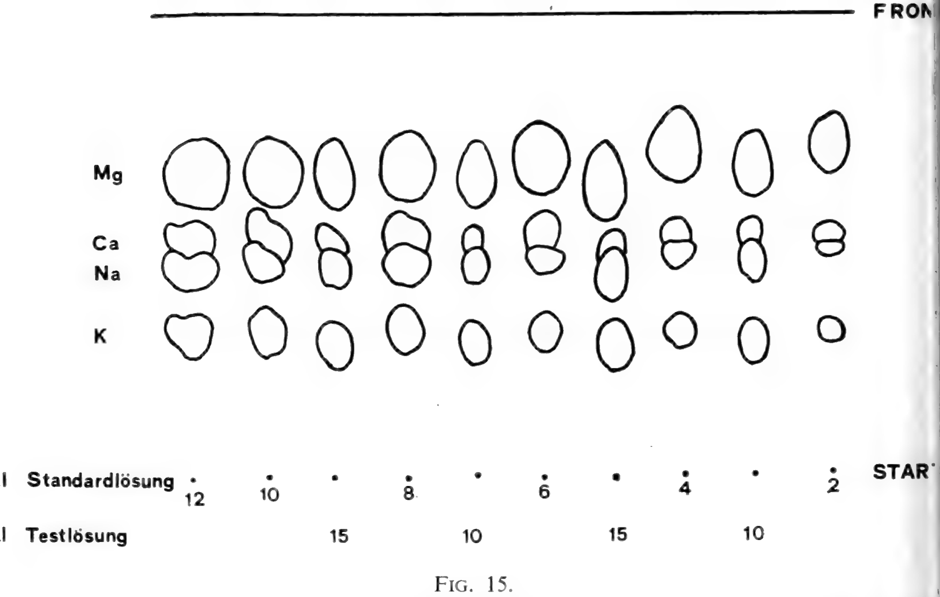


Fig. 15.

Beispiel einer dünnschichtchromatographischen Bestimmung des Ionengehalts der Haemolymphe bei der Puppe von *Antheraea pol...* Zweifacher Lauf mit abs. Aethanol-Eisessig —(85:15) als Fliessmittel. Ionen sichtbar gemacht mit Violursäure.

d) *Quantitative Auswertung*

Auf dem fertigen Dünnschichtchromatogramm werden die Flecken im Durchlicht umrandet und photographiert. Mit Hilfe eines Binoculars mit Zeichentubus wurde jeder Fleck vergrössert gezeichnet und darauf planimetriert. Die für jede Ionensorte bei den beiden 10 µl — bzw. 15 µl — Auftragungen erhaltenen Fleckengrössen wurden gemittelt. Nun wählt man von den Auftragungen der Standardlösungen beispielsweise diejenigen aus, deren K^{+}– Flecke am nächsten oberhalb und unterhalb des so bestimmten Flächenwerts liegen und kann dann, da die den Vergleichsflecken entsprechenden K^{+}- Mengen bekannt sind, die zugehörige K^{+} - Menge leicht berechnen. Zur Bestimmung der übrigen Ionen-

orten geht man entsprechend vor. Die erhaltenen Resultate werden in mAequi-alente/l umgerechnet. Pro Versuchstier wurden 3—8 Dünnschichtchromato-ramme nach dem in Fig. 15 dargestellten Schema ausgeführt und ausgewertet. n Tabelle 4 wird für jede Ionensorte der Mittelwert aus sämtlichen Bestimmungen ngegeben. Um Angaben über die Genauigkeit und Reproduzierbarkeit der Methode zu erhalten, wurde auf die Messergebnisse der t-Test angewendet. uf Grund der für die Berechnung verwendeten t-Werte bedeuten die in der 'abelle 4 angegebenen Sicherheitsgrenzen, dass weitere Messwerte mit einer Vahrscheinlichkeit von 95% in diesem Bereich liegen.

TABELLE 4

onzentrationen der Na^+–, K^+–, Ca^{2+}– und Mg^{2+}– Ionen in der Haemolymphe von Antheraea pol.

A, B, C: Diapausetiere
K, L, M: Tiere vom 18. Tag nach Entwicklungsbeginn
X, Y, Z: Tiere vom 21. Tag nach Entwicklungsbeginn
Die angegebene Vertrauensgrenze wurde nach dem t-Test berechnet.

Versuchs-tiere	Konzentration in mEq/l Haemolymphe				Gesamtka-tionenkonz. in mEq/l	Anteil der Ionensorten in % der Gesamtionenkonzentration			
	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}		Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}
A	28±2	68±6	16±4	222±36	334	8.3	20.4	4.8	66.5
B	28±4	56±3	17±2	228±26	329	8.5	17.0	5.1	69.3
C	26±4	61±4	16±2	204±8	307	8.5	19.9	5.2	66.4
Mittel-wert	27.3	61.6	16.3	221.7	326.9	8.4	18.8	5.0	67.8
K	10±2	28±5	5	69±3	112	8.9	25.0	4.5	61.6
L	14±5	24±3	5	56±4	99	14.1	24.2	5.1	56.6
M	7	17±3	6±1	42±3	72	9.7	23.6	8.3	58.3
Mittel-wert	10.3	23.0	5.3	55.7	94.3	10.9	24.4	5.6	59.1
X	14±3	34±8	6±2	72±8	126	11.1	27.0	4.8	57.1
Y	15±2	32±7	5±1	60±15	112	13.4	28.6	4.5	53.6
Z	14±2	25±5	5±1	66±6	110	12.7	22.7	4.5	60.0
Mittel-wert	14.3	30.3	5.3	66.0	115.9	12.3	26.1	4.6	56.9

3. RESULTATE

Wie die Tabelle 4 zeigt, findet man mit der dünnschichtchromatographischen lethode für Tiere im gleichen Stadium gut übereinstimmende mittlere Ionen-

konzentrationen. Die Haemolymphe von Lepidopteren enthält viele frei Aminosäuren und niedermolekulare Peptide, die bei der Behandlung mit Tr chloressigsäure nicht entfernt werden. Diese Verunreinigungen erschweren di dünnschichtchromatographische Trennung der Kationen etwas. Die bei Lepido pteren gefundenen Werte sind mit den schon früher gefundenen Werten (Drilhon 1934; Carrington und Tenney, 1959; Sutcliffe, 1963) vergleichbar. Di Verhältnisse Na : K und Ca : Mg sind jeweils kleiner als eins. Boné (1944) un Clark und Craig (1953) haben diese Verhältnisse als für herbivore Insekte charakteristisch beschrieben.

Bei Tieren vom 18. und 21. Tag nach Entwicklungsbeginn weist die Haemo lymphe durchwegs geringere Ionenkonzentrationen auf. Die Abnahme ist bei de zweiwertigen Ionen grösser als bei den einwertigen. Auch hier sind die Na: K und Ca : Mg - Verhältnisse kleiner als eins. Neben dieser absoluten Verän derung der Ionenkonzentrationen sind jedoch vor allem die relativen Konzentra tionsänderungen interessant. Drückt man die gefundenen Konzentrationen de einzelnen Ionensorten in % der Gesamtkationenkonzentration aus, so zeigt sich dass im Laufe der Imaginalentwicklung die Anteile der Na^{+}– und K^{+}– Ione ansteigen, der Anteil der Ca^{2+}– Ionen nur geringe Schwankungen zeigt, derjenig der Mg^{2+}– Ionen aber deutlich abnimmt.

4. Versuche mit Ringerlösungen

Zur Untersuchung der Frage, was für einen Einfluss die sich mit der Ent wicklung verändernde Ionenzusammensetzung auf die elektrischen Potentiale hat wurden Ringerlösungen mit den Kationenkonzentrationen, wie sie bei der Diapause puppe und bei Tieren vom 21. Tag nach Entwicklungsbeginn bestimmt wurden hergestellt. Anionen wurden nach Belton (1958) ausgewählt. Um eine mit de Haemolymphe isotonische Ringerlösung zu erhalten, wurde schliesslich noch mit Saccharose auf eine totale Konzentration von 629 mMol/l ergänzt. Diese Wert wurde von Sutcliffe (1963) bei *Antheraea pol.* gemessen.

Es wurden zwei Ringerlösungen mit folgender Zusammensetzung hergestellt

1) Ringerlösung, die der Haemolymphe eines Tieres vom 21. Tag nach Ent wicklungsbeginn entspricht: 6 mMol KH_2PO_4, 4 mMol $NaHCO_3$, 33 mMo $MgCl_2$, 2.5 mMol $CaCl_2$, 24 mMol KCl, 10 mMol NaCl, 434.5 mMol Saccha rose pro Liter Lösung.
2) Ringerlösung, die der Haemolymphe der DP-Puppe ähnlich ist: 6 mMol KH_2PO_4, 4 mMol $NaHCO_3$, 110 mMol $MgCl_2$, 8 mMol $CaCl_2$ 54 mMol KCl, 22 mMol NaCl, 103 mMol Saccharose pro Liter Lösung.

Wurden die so hergestellten Lösungen auf den offenen Thorax der Imago ebracht, so konnten zwar geringfügige Zunahmen der AP beobachtet werden, nterschiedliche Einflüsse der beiden Ringerlösungen waren jedoch auch nach ingerer Zeit nicht feststellbar. Bei Kontrollversuchen mit einer Ca^{2+}– freien ingerlösung verschwand das AP bereits nach 5—10 Minuten. Wenn die oben rwähnten Ringerlösungen den Potentialverlauf beeinflussen könnten, hätte man rwarten dürfen, dass allfällige Veränderungen ebenfalls innert 5—10 Minuten essbar geworden wären. Es scheint, dass die während der Entwicklung sich erändernde Ionenzusammensetzung der Haemolymphe keinen direkten Einfluss uf das Zustandekommen eines AP hat.

C. DISKUSSION

1. Elektrophysiologische Resultate

Die Grösse der RP und AP bei der Imago von *Antheraea polyphemus* liegt n Bereich der früheren Messungen von Belton (1958) und Huddart (1966 a). 'erglichen mit anderen Insekten (Becht *et al.*, 1960; Hoyle, 1957) sind die RP ei Lepidopteren niedriger und ein Overshoot ist seltener zu finden. Der zeitliche 'erlauf des AP entspricht etwa demjenigen bei den Hemipteren. McCann und oettiger (1961) fanden bei *Nezara viridula* (Hemipteren) Latenzzeiten von .5—4.5 msec. Auf Grund der hier gefunden Werte von 3.8—6.2 msec. für die atenzzeiten und 3.0—6.5 msec. für die Anstiegszeiten des AP scheinen die 'lugmuskeln der Lepidopteren denjenigen der Hemipteren näher zu stehen als en schnelleren Fasern der Hymenopteren und Dipteren.

Im Verlauf der Arbeit wurden bei der dorsolongitudinalen, indirekten Flug-uskulatur nie irgendwelche Anzeichen einer doppelten Innervation beobachtet, 'ie sie bei der Beinmuskulatur gefunden wurde. Dass die direkte Flugmuskulatur er Insketen keine sekundäre Innervation besitzt, haben bereits Pringle (1949) und keda und Boettiger (1965) festgestellt.

Die Resultate haben gezeigt, dass das Auftreten eines AP nicht parallel mit er Strukturentwicklung der Muskeln erfolgt. Diese Entwicklung ist ja bereits m 10. Tag weitgehend abgeschlossen, wenigstens hinsichtlich der morphologi-chen Differenzierung (Querstreifung). Erst kurz vor dem Schlüpfen, am 21. ntwicklungstag, wurden in der dl_1-Muskulatur erstmals AP festgestellt. Die rsten, etwa 2 mV grossen EPP hingegen konnten bereits vom 13. Tag an eobachtet werden, nämlich etwa gleichzeitig mit dem Auftreten der Querstreifung Nüesch, 1965; Eigenmann, 1965; Basler, 1969). Die Amplitude dieser EPP eigt aber erst etwa vom 18. Tag an wesentlich höhere Werte. Gleichzeitig werden

auch die Anstiegs- und Abstiegsteile der Potentialkurve steiler, das heisst, D polarisation und Repolarisation der Faser erfolgen nun rascher.

Mit dem Auftreten der ersten EPP konnten auch die ersten Kontraktione beobachtet werden. Wie Hoyle (1957) bereits festgestellt hat, sind Kontraktione bei Insekten, im Gegensatz zu Vertebraten, nicht von einem AP abhängig. Scho eine geringe Reduktion des Membranpotentials kann zu einer Kontraktion führer Der Unterschied erklärt sich aus den verschiedenen Innervationsverhältnisser Die Muskelfasern der Vertebraten haben normalerweise nur eine Endplatt Die Insektenmuskelfasern hingegen sind multiterminal innerviert. Bei indirekte Reizung entstehen bei den Insekten deshalb entlang der ganzen Faser gleichzeiti lokale Potentiale, die sich summieren und zu einer Zuckung der ganzen Fase führen können, währenddem es beim curarisierten Vertebratenmuskel nur z einem geringen mechanischen Effekt an der einzigen Endplatte kommen kann

Castillo *et al.* (1953) haben bei der Beinmuskulatur der Wanderheuschreck ebenfalls festgestellt, dass ein Spikepotential für eine Muskelkontraktion nich unbedingt notwendig ist. Bei Temperaturen unter 10°C verschwanden die Spike und es konnten nur noch EPP beobachtet werden, obwohl die Muskeln normal Zuckungen zeigten.

Versuche von Kuffler und Gerard (1947) haben gezeigt, dass auch be Wirbeltieren Muskelfasern mit nur lokalen Potentialen vorkommen. Als Antwor auf Reizung der dünnen markhaltigen Nervenfasern erhielten sie in der dazuge hörigen, quergestreiften Muskelfaser nur ein lokales Potential, das von eine lokalen Kontraktion begleitet war. Es wird als small fiber junction potentia bezeichnet. Da diese Potentiale entlang der ganzen Muskelfaser gleich gross sin (Kuffler und Williams, 1953), wird auf eine multiterminale Innervation geschlos sen. Diese Ergebnisse stimmen mit den schon früher gefundenen histologische Beobachtungen von Häggqvist (1948) überein. Er zeigte, dass die dünne motorischen Nervenfasern nicht mit Endplatten, sondern mit sogenannte „Endtrauben" an der Muskelfaser enden.

Orkand (1962) hat beim Flusskrebs festgestellt, dass die Spannkraft de Muskels proportional mit der Grösse der Depolarisation zunimmt, und dass de Schwellenwert für die Entstehung einer mechanischen Spannung der kontraktile Elemente des Muskels tiefer liegt als der Schwellenwert des Aktionspotentials. Dies könnte auch die bei meinen Untersuchungen beobachteten Muskelkon- traktionen ohne AP erklären.

Es ist allgemein anerkannt, dass das EPP die Reaktion der postsynaptischen Membran auf die Abgabe von Transmittersubstanz darstellt. Je grösser die abgegebene Transmittermenge, umso grösser ist die Amplitude des EPP. Durch Temperaturerniedrigung (Versuche an Insekten, Del Castillo *et al.*, 1953) und Cholinesterase-Hemmstoffe (Versuche bei Wirbeltieren, Eccles, 1964) kann die Dauer der absteigenden Phase des EPP verlängert werden, das heisst, die enzyma-

ische Hydrolyse der Transmittersubstanz wird verlangsamt. Es könnte also ngenommen werden, dass vom 13.—17. Tag nur wenig Transmittersubstanz bgegeben wird (kleines EPP) und dass das den Transmitter hydrolysierende nzym erst etwa am 18. Tag nach Entwicklungsbeginn vermehrt aktiv wird verzögerte absteigende Phase).

2. Resultate der Kationenbestimmungen

Die quantitative Bestimmung der Na^{+}–, K^{+}–, Ca^{2+}– und Mg^{2+}– Ionen-onzentration hat gezeigt, dass bereits am 18. Tag die für die Imago charakte-istischen Werte erreicht sind. Die Konzentration dieser Ionen in der Haemo-ymphe nimmt während der Imaginalentwicklung ab. Es werden ausserhalb und nnerhalb der Muskelfasermembran die Ionen anders verteilt. Die mit der ntwicklung veränderte Ionenkonzentration der Haemolymphe scheint aber icht direkt an der Entstehung der AP beteiligt zu sein, da es sonst möglich ein müsste, bereits am 18. Tag nach Entwicklungsbeginn AP abzuleiten. erner hätten bei den Versuchen mit den beiden Ringerlösungen verschiedene urven entstehen müssen. Der Grund des späten Auftretens der AP dürfte nderswo liegen.

D. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass das Auftreten von Aktionspoten-alen mit der morphologischen Differenzierung der Muskelfasern nicht in einem irekten Zusammenhang steht. Veränderungen der Kationenkonzentration in er Haemolymphe scheinen für die Entwicklung eines Aktionspotentials nicht erantwortlich zu sein.

Bei indirekter Reizung der Muskeln wird die Erregung von Nervenfasern uf die Muskelfasern übertragen. Dabei wird an den freien Nervenendigungen ne Transmittersubstanz abgegeben, welche die Erregung vom Nerv auf den Iuskel überträgt. Die Menge an freigesetzter Transmittersubstanz ist für das ntstehen eines Aktionspotentials in der Muskelfaser massgebend; wird wenig ransmittersubstanz abgegeben, so entsteht an der Muskelfasermembran in der ähe der Nervenendstelle nur ein lokales Potential. Bei Wirbeltieren wirkt cetylcholin in der Nerv-Muskelsynapse als Transmitter. Bei Insekten hingegen at Acetylcholin keine derartige Funktion. Usherwood und Machili (1968) aben gezeigt, dass bei der Heuschrecke *Schistocerca gregaria* nach elektrischen eizen vermehrt L-Glutaminsäure an der freien Nervenendigung abgegeben wird nd schliessen daraus, dass L-Glutaminsäure bei diesem Tier als aktivierender

Transmitter wirkt. Dass die L-Glutaminsäure bei den Nerven-Muskelsynapse wahrscheinlich Transmitterfunktion hat, wurde auch von KERKUT und WALKE (1966) vorgeschlagen. CHEFURKA und WILLIAMS (1951) haben bei biochemische Untersuchungen des Blutes während der Metamorphose von *cecropia* festgestell dass im Puppenstadium weder freie Glutaminsäure noch Glutamin vorhande ist. Es wäre deshalb möglich, dass die aktivierende Transmittersubstanz vor der 21. Tag nach Entwicklungsbeginn noch nicht in genügender Menge vorhande ist, so dass in den früheren Entwicklungsstadien die kritische Schwelle für da Aktionspotential wegen Mangel an Transmittersubstanz nicht erreicht wird

ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit Hilfe von Mikroelektroden wurde die Funktion der dorsolongitudinale Flugmuskulatur von *Antheraea polyphemus (Lep.)* bei der Imago und be Tieren in der Imaginalentwicklung untersucht.

2. Das Ruhepotential ist bereits am 13. Tag nach Entwicklungsbeginn in seine endgültigen Höhe vorhanden. Es beträgt bei allen Altersstufen 38—52 mV

3. Ein Aktionspotential konnte nur bei Imagines und bei Tieren vom 21. Ta nach Entwicklungsbeginn (Schlüpftag) abgeleitet werden. Die Amplitud liegt zwischen 28 und 50 mV.

4. Alle Tiere vor dem 21. Entwicklungstag zeigten nur EPP. Die Amplitude dieser EPP sind am 13. Entwicklungstag noch sehr klein (1—3 mV), steige aber vor allem am 19. 20. und 21. Tag stark an und erreichen eine Höhe vo bis zu 23 mV. Gleichzeitig mit zunehmender Amplitude der Endplatten potentiale nimmt die Geschwindigkeit der Repolarisation zu.

5. Dünnschichtchromatographische Bestimmungen des Gehalts an Na^{+}–, K^{+}– Ca^{2+}– und Mg^{2+}– Ionen in der Haemolymphe haben gezeigt, dass gegen End der Imaginalentwicklung die Konzentration dieser Ionen gegenüber de Diapausepuppe durchwegs geringer ist. Es hat sich aber gezeigt, dass die mi der Entwicklung sich verändernde Ionenkonzentration der Haemolymph nicht direkt für das Entstehen des AP verantwortlich ist.

RÉSUMÉ

1. La fonction de la musculature dorso-longitudinale d'*Antheraea polyphemu* a été étudiée à l'aide de microélectrodes, chez l'imago et chez des individu en cours de développement imaginal.

Le potentiel de repos atteint son niveau définitif de 38 à 52 mV dès le 13e jour de développement.

Un potentiel d'action n'a pu être mis en évidence que chez les adultes et au 21e jour de développement (éclosion). Son amplitude est entre 28 et 50 mV.

Avant le 21e jour, tous les animaux ne présentaient qu'un potentiel des plaques motrices. Au 13e jour, son amplitude n'est encore que de 1 à 3 mV, et elle augmente surtout les 19e, 20e et 21e jours, pour atteindre 23 mV. En même temps que le potentiel des plaques motrices, la vitesse de repolarisation augmente également.

Des déterminations par chromatographie en couche mince de la teneur en ions Na^+, K^+, Ca^{2+}, et Mg^{2+} de l'hémolymphe montrent que vers la fin du développement imaginal la concentration de ces ions est toujours plus faible que chez la puppe en diapause. Il s'avère toutefois que cette diminution n'est pas directement en relation avec l'apparition du potentiel d'action.

Summary

1. The function of the dorsolongitudinal flight muscles of *Antheraea pol. (Lep.)* of the imago and animals during the imaginal development have been examined with the aid of microelectrodes.

2. The resting potential was first detected on day 13 of the imaginal development. Its value was 38—52 mV throughout the remaining period of development.

3. Only imagines and animals on day 21 of development showed action potentials with amplitudes of 28—50 mV.

4. Before day 21 of the imaginal development all pupae showed only endplate-potentials. The amplitudes of these EPP are very small on day 13 of development (1—3 mV), increase on day 19 to day 21 and reach a value of 23 mV. As the amplitude of the EPP increases, the velocity of the repolarisation increases.

5. Thin layer chromatographic analysis of the concentration of Na^+–, K^+–, Ca^{2+}– and Mg^{2+}– ions in the haemolymph show that the concentrations of these ions decreases during the later stages of the imaginal development. No relationships between the changes in ion concentrations and the appearance of action potentials could be found.

F. LITERATURVERZEICHNIS

BARSA, M. C. 1954. *The behaviour of isolated hearts of the grasshopper, Chortopha viridifasciata and the moth, Samia walkeri, in solutions with differ concentrations of sodium, potassium, calcium and magnesium.* J. g Physiol. 38: 79—92.

BASLER, W., 1969. *Untersuchung der Nervenwirkung bei Antheraea pernyi Guer. (Le unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuske* Revue suisse Zool. 76: 297—362.

BECHT, G., G. HOYLE und P. N. R. USHERWOOD. 1960 *Neuromuscular transmiss in the coxal muscles of the cockroach.* J. Ins. Physiol. 4: 191—2

BELTON, P. 1958. *Membrane potentials recorded from moth muscle fibres.* J. Physi 142: 20—21.

BONÉ, G. 1944. *Le rapport sodium/potassium dans le liquide cœlomique des insects.* A Soc. Zool. Belg. 75: 123—132.

BROWN, G. L., H. H. DALE und W. FELDBERG. 1936. *Reactions of the normal mammal muscle to acetylcholine and to eserine.* J. Physiol. 87: 394—424.

— BROWN, G. L. 1937. *Action potentials of normal mammalian muscle. Effects acetylcholine and eserine.* J. Physiol. 89: 220—237.

CARRINGTON, C. B. und S. M. TENNEY. 1959. *Chemical constituents of haemolym and tissue in Telea pol. cram. with particular reference to the quest of ion binding.* J. Ins. Physiol. 3: 402—413.

CHEFURKA, W. und C. M. WILLIAMS. 1951. *Biochemical changes accompanying metamorphosis of the blood of Cecropia silkworm.* Anat. Rec. 1 160.

CLARK, E. W. und R. CRAIG. 1953. *The calcium and magnesium content in the haemolym of certain insects.* Physiol. Zool. 26: 101—107.

DEL CASTILLO, J., G. HOYLE und X. MACHNE. 1953. *Neuromuscular transmission a locust.* J. Physiol. 121: 539—547

DRILHON, A. 1934. *Sur le milieu intérieur des Lépidoptères.* C. R. Soc. Biol. 115: 119 1195.

DUCHÂTEAU, G., M. FLORKIN und J. LECLERQ. 1953. *Concentrations des bases fi et types de composition de la base totale de l'hémolymphe des insec* Arch. int. Phys. 61: 518—549.

ECCLES, J. C. 1964. *The physiology of synapses.* Berlin, Springer-Verlag.

— , B. KATZ und S. W. KUFFLER. 1942. *Effect of eserine on neuromuscular tra mission.* J. Neurophysiol. 5: 211—230.

EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudina Flugmuskulatur von Antheraea pernyi Guer. (Lep.).* Rev. suisse Zc 72: 789—840.

FATT, P. und B. KATZ. 1952. *The effect of sodium ions on neuromuscular transmissi* J. Physiol. 118: 73—87.

GRAHAM, J. und R. W. GERARD. 1946. *Membrane potentials and excitation of impa single muscle fibres.* J. Cell. Comp. Physiol. 28: 99—117.

HÄGGQVIST, G. 1948. *Faseranalyse und einige dadurch gewonnene Ergebnisse.* A Med. exp. Biol. Fenniae 26.

AGIWARA, S. und A. WATANABE. 1954. *Actionpotential of insect muscle examined with intra-cellular electrode.* Jap. J. Physiol. 4: 65—78.

AKANSSON, C. H. 1956. *Conduction velocity and amplitude of the action potential as related to circumference in the isolated fibre of frog muscle.* Acta Physiol. Scand. 37: 14—34.

OYLE, G. 1953. *Slow and fast nerve fibres in locusts.* Nature 169: 281—282.

OYLE, G. 1953. *Potassium ions and insect nerve muscle.* J. exp. Biol. 30: 121—135.

— 1955. *The effects of some common cations on neuromuscular transmission in insects.* J. Physiol. 127: 90—103.

— 1957. *The comparative physiology of the nervous control of muscular contraction.* Cambridge, University Press.

UDDART, H. 1966 *a. Electrical and mechanical responses recorded from lepidopterous skeletal muscle.* J. Insect Physiol. 12: 537—545.

— 1966 *b. The effect of K ions on resting and action potentials in lepidopteran muscle.* Comp. Biochem. Physiol. 18: 131—140.

EDA, K. und E. G. BOETTIGER. 1965. *Studies on the flight mechanism of insects. II. The innervation and electrical activity of the fibrillar muscles of the bumble bee (Bombus).* J. Ins. Physiol. 11: 779—789.

ERKUT, G. A. und R. J. WALKER. 1966. *The effect of L-Glutamate, ACh and GABA on the miniature end-plate potentials and contractures of the coxal muscles of the cockroach, Periplaneta americana.* Comp. Biochem. Physiol. 17: 435—454.

UFFLER, S. W. 1942. *Electrical potential changes at an isolated nerve-muscle junction.* J. Neurophysiol. 5: 18—26.

— und R. W. GERARD. 1947. *The small-nerve motor system to skeletal muscle.* J. Neurophysiol. 10: 383—394.

— und E. M. V. WILLIAMS. 1953. *Small-nerve junctional potentials. The distribution of small motor nerves to frog skeletal muscle, and the membrane characteristics of the fibers they innervate.* J. Physiol. 121: 289—317.

NG, G. und R. W. GERARD. 1949. *The normal membrane potential of frog sartorius fibres.* J. Cell. Comp. Physiol. 34: 383—396.

C CANN, F, und E. G. BOETTIGER. 1961. *Studies on the flight mechanism of insects.* I *The electrophysiology of fibrillar flight muscles.* J. gen. Physiol. 45: 125—143.

ÜESCH, H. 1965. *Über die strukturelle und funktionelle Entwicklung der Muskeln bei Antheraea (Lep.).* Z. Naturf. 20: 343—347.

— 1965. *Die Imaginal-Entwicklung von Antheraea pol. Cr. (Lep.).* Zool. Jb. Anat. 82: 393—418.

ꝛKAND, R. K. 1962. *The relation between membrane potential and contraction in single crayfish muscle fibres.* J. Physiol. 161: 143—159.

INGLE, J. W. S. 1949. *The excitation and contraction of the flight muscles of insects.* J. Physiol. 108: 226—232.

— 1957. *The insect flight.* London, Cambridge Univ. Press.

ILER, H. 1967. *Anorganische Ionen.* In: E. STAHL, *Dünnschichtchromatographie*, 2. Aufl. 798—813, Berlin, Springer-Verlag.

— , E. SORKIN und H. ERLENMEYER. 1952. *Über die papierchromatographische Bestimmung von Alkali- und Erdalkaliionen in biologischen Materialien.* Helv. chim. Acta 35: 2483—2486.

SUTCLIFFE, D. W. 1963. *The chemical composition of haemolymph in insects and son other arthropods in relation to their phylogeny*. Comp. Biochem. Physic 9: 121—135.

TASAKI, I, E. H. POLLEY und F. ORREGO. 1954. *Action potentials from individual elemen in cat geniculate and striate cortex*. J. Neurophysiol. 17: 454—473.

USHERWOOD, P. N. R. und C. MACHILI. 1968. *L-Glutamate at insect excitatory nerv muscle synapses*. Nature 219: 1169—1172.

WILLIAMS, C. M. 1946. *Continuous anesthesia for insects*. Science 103: 57—59.

WOOD, D. W. 1957. *The effect of ions upon neuromuscular transmission in a herbivoro insect*. J. Physiol. 138: 119—139.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 56: 1037-1067 — Décembre 1971

Studien zur Ameisenfauna Italiens[1]
XI.
Die Ameisen des Toskanischen Archipels. Betrachtungen zur Herkunft der Inselfaunen

von

Cesare BARONI URBANI
Naturhistorisches Museum Basel

Mit 21 Abbildungen und 3 Tabellen

Die Ameisen des Toskanischen Archipels sind dank einer wichtigen Arbeit ›n EMERY (1915), zweier Arbeiten von FINZI (1924 und 1932) und zweier von ARONI URBANI (1968 *a* und 1968 *b*) ziemlich gut bekannt. In der Literatur ıden sich noch einige wenige weitere Angaben, die alle angeführt sind im atalog von BARONI URBANI (1970), auf den ich für bibliographisch detailliertere ıformationen verweise.

Dennoch bleiben einige Lücken zu füllen und einige taxonomische Probleme r die vorhandenen Arten zu lösen. Mit dieser Arbeit nun will ich versuchen, eser Unsicherheit zu begegnen und einige Schlüsse zu ziehen über die Herkunft eser Inselpopulationen. Als Arbeitsgrundlagen dienten mir dabei die Ausbeuten, e ich im Juni und September 1969 machte.

Die geographischen Verhältnisse des Archipels ersieht man aus der Fig. 1. er Toskanische Archipel besteht aus acht Inseln und etwa zwanzig kleineren lippen. Von den letzteren habe ich nur 16 besucht und dabei gefunden, dass › davon von Ameisen besiedelt sind, während 3 (Scoglio d'Affrica und die beiden

[1] Fortsetzung der Serie „Studi sulla mirmecofauna d'Italia".

Formiche Piccole di Grosseto) sicher keine Ameisen beherbergen. Den Mon
Argentario betrachte ich als eine Insel des Archipels (die Richtigkeit dies
Annahme bestätigt seine Fauna), da erst in jüngster Zeit seine Verbindung mit de
Festland (nach seiner Entstehung) zustandekam.

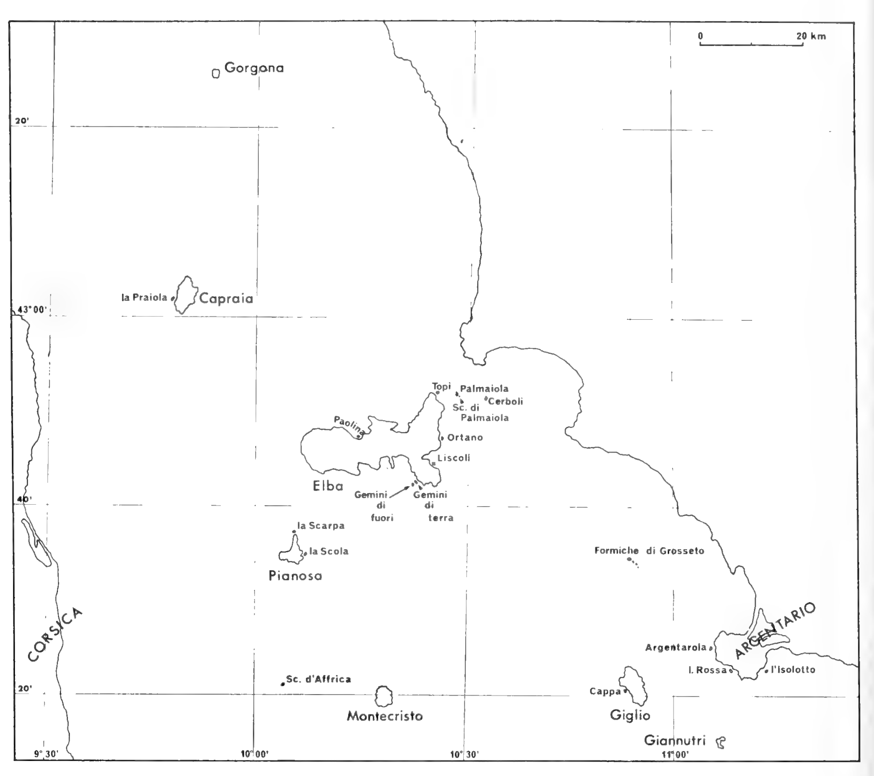


FIG. 1.
Karte des Toskanischen Archipels.

MATERIAL UND METHODEN

Alle Ameisen des Toskanischen Archipels, die hier angeführt werden, befinde sich in meiner Sammlung. Gerne danke ich auch Herrn Dr. Felice Capra un Frau Dr. Gianna Arbocco, die mir das Studium der Tiere der Sammlung Eme und der Sammlung des Naturhistorischen Museums Genova erleichtert habe Die Herkunft des studierten Materials wird im Text durch folgende Abkürzunge angegeben:

CE = Sammlung Emery
CMG = Sammlung des Museo civico di Storia Naturale „G. Doria Genova

CS = Sammlung Santschi
CBU = Sammlung Baroni Urbani

Die Angaben, die sich auf Phanerogamen beziehen, habe ich der Arbeit von ɔmmier (1903) entnommen, diejenigen, die die Orthopteroidea betreffen, den rbeiten von Baccetti (1954, 1968 und persönliche Mitteilung). Die anderen uellen werden jeweilen im Text zitiert.

Für einige Datenverarbeitungen, sei es in FORTRAN IV oder GPSS III, ɜnützte ich den Rechner IBM 7090 des Centro Nazionale Universitario di alcolo Elettronico der Universität von Pisa.

BEMERKUNGEN ZU EINZELNEN ARTEN

Aphaenogaster spinosa ssp. **spinosa** Emery, 1878

Aphaenogaster testaceo-pilosa (sic!) v. *spinosa* Emery, 1878, Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova. 12: 54, ☿. Sardinien. Originalbeschreibung.
Aphaenogaster spinosa Em., Bondroit, 1918. Ann. Soc. ent. Fr. 87: 162.
Stenamma testaceo-pilosum (sic!) *spinosum* v. *nitidum* (sic!) Emery, 1895, Mem. Acc. Sci. Bologna 5: 302, ☿. Pisa. *Synonymia nova.*
Aphaenogaster nitida Em., Bernard, 1959, C.R. Soc. Biogéogr.: 112, in litteris.
Stenamma testaceo-pilosum (sic!) *spinosum* v. *romanum* (sic!) Emery, 1895, Mem. Acc. Sci. Bologna, 5: 302, ☿. Roma, *Synonymia nova.*
Aphaenogaster spinosa v. *corsica* Santschi, 1933, Rev. suisse Zool., 40: 390, Abb. 5, ♂. Ohne Fundort. Nomen nudum. *Synonymia nova.*

ur Synonymie und geographischen Variabilität

Für die vollständige Bibliographie und Chorologie verweise ich auf meinen atalog (1970).

v. nitida Em. ist bloss eine Form, die auf der weniger hervortretenden ikroskulptur des Teguments basiert. Diese Form findet man öfter zusammen iit der typischen Form in einem Nest. Die Behauptung von Bernard (l. *c.*), dass ämlich das Weibchen dieser Varietät „très différente de *spinosa* typique" sei, ann ich aufgrund von 14 Weibchen verschiedener Herkunft, die ich untersucht abe, nicht bestätigen.

v. romana Em. Wie Emery selbst zugibt, ist diese Varietät nichts anderes als ine Form, deren Ausbildung der Mikroskulptur zwischen der v. *nitida* und der ypischen Form steht.

v. corsica Sant. Dieser Name wurde wahrscheinlich vergeben aufgrund des erschiedenen Umrisses des männlichen Kopfes, einem Merkmal aber, das elbst innerhalb eines Nestes in höchstem Grad variieren kann. In der Sammlung antschi finden sich jedoch — als Typen bezeichnet — nur 3 ☿☿ und 1 ♀, während

die ♂♂ des gleichen Fundortes (Poggiolo, Corsica) von Santschi zum Teil a v.*corsica* und zum Teil als v. *nitida* determiniert wurden.

Abgesehen von der Variabilität der Mikroskulptur und von den geringe morphometrischen Unterschieden, auf denen die obengenannten Varietäte beruhen, die aber voll in die Variationsbreite dieser Art eingehen, scheint *A spinosa* im Vergleich zu den andern näher verwandten Arten eine ziemlich kon tante und morphologisch gut charakterisierte Art zu sein.

Baroni Urbani (1968 *b*) hat die Hypothese aufgestellt, dass die Populatio des toskanischen Archipels eine Unterart für sich darstellen könnte. Als Haup unterschied gegenüber den Tieren des Kontinents diente die verschieden Morphologie der Volsella. Die Untersuchung von weiterem Material, sei e vom toskanischen Archipel oder von Sardinien und Korsika, hat die morpho logische Konstanz der toskanischen Inseltiere bekräftigt. Die Populationen vo Korsika und Sardinien hingegen besitzen eine Volsella, die fast immer gleic ausgebildet ist wie bei den Tieren des Kontinents und folglich verschieden is von denen der kleinen Inseln. Da aber einige Exemplare aus Sardinien (Patri typica) der Form unserer kleinen Inseln nahekommen, ziehe ich es vor, diese Rass nicht zu benennen. Tatsächlich konvergiert auch eine diskontinuierliche Popula tion aus dem toskanischen vorappenninischen Gebiet stark mit den Forme des Archipels (BaroniUrbani, l. c.). Damit ist aber das Phänomen nicht min der interessant, und ich glaube, dass die Erklärung darin gesucht werde muss, dass im Vergleich zu anderen Tieren bei den Ameisen die Wahrschein lichkeit grösser ist, in kleinen Populationen von rezessiven Genen induziert Phänotypen hervorzubringen.

Durch das apodiploide genetische System, das die Ameisen charakterisier hat die Nachkommenschaft von zwei Schwesterweibchen 3/4 des väterliche Erbgutes gemeinsam, statt nur der Hälfte wie im Normalfall (Hamilton, 1964) Die Besiedlung von neuen Gebieten, die vom kontinuierlichen Verbreitungsarea der Art getrennt liegen, erfolgt mit Sicherheit fast immer durch Schwesterweibchen die vom gleichen Nest aus ihren Hochzeitsflug unternehmen. Dies erlaubt, das rezessive Phänotypen sich in voller Unabhängigkeit voneinander und in verschie denen Lokalitäten behaupten können. Im Falle des Toskanischen Archipels nu scheint es unwahrscheinlich, dass sich dieses Phänomen so viele Male wiederhol hat, als es Inseln gibt, sondern, dass eine erste Besiedlung einer einzigen Inse stattgefunden hat, und von dort aus dann, nachdem sich die Population stabilisier hat, die restlichen Inseln besiedelt wurden.

2. **Leptothorax exilis** Emery, 1869

Leptothorax exilis Emery, 1869, Ann. Accad. Nat. Napoli, II: 15, Taf. I, Abb. 9 ☿. Portici (Neapel). Originalbeschreibung.

Leptothorax tuberum ssp. (?) *exilis* Em., Emery & Forel, 1879, Mitt. schw. ent. Ges., 8: 459.
Leptothorax tuberum v. *exilis* Em., André, 1883, Spec. Hym. Eur. II: 16.
Leptothorax exilis Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174, 179, 183, Abb. 50,5. ♀ u. ♂.
Leptothorax tuberum v. *obscurior* Forel, 1890, Ann. Soc. Ent. Belg., 34: 74, ☿. Bône (Tunesien). *Synonymia nova.*
Leptothorax tuberum exilis v. *obscurior* For., Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 134.
Leptothorax exilis v. *obscurior* For., Santschi, 1911, Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord. 3: 12, Abb. 6.
Leptothorax obscurior For., Cagniant, 1969, Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 105: 421, Abb. 4. ♀ u. ♂.
Leptothorax tuberum obscurior v. *nitidulus* (sic!) Forel, 1894, Bull. Soc. vaud. Sci. nat., 30: 38, ☿ u. ♀. Forêt de Msila (Algérie), locus typicus von Santschi (1936) näher bezeichnet. Synonymisiert von Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 234.
Leptothorax exilis v. *nitidulus* (sic!) For., Santschi, 1923, Rev. suisse Zool., 30: 331. Verbessert: *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis obscurior v. *nitidulus* (sic!) For., Santschi, 1936, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc: 204.
Leptothorax tuberum exilis v. *ruficornis* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc. 20: 135, ☿. Südfrankreich Korsika, Pantelleria. Synonymisiert von Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
Leptothorax tuberum v. *leviceps* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc., 20: 134, ☿. Bologna. *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis v. *leviceps* Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital., 47: 174.
Leptothorax exilis v. *leviceps* Em., Menozzi, 1921, Boll. Lab. Zool. gen. agr., Portici 15: 27, ♀.
Leptothorax exilis v. *dichroa* Emery in Mantero, 1905, Ann. Mus. Stor. nat. Genova, 41: 452, ☿. Insel Giglio. Synonymisiert mit *L. exilis* v. *leviceps* Em. von Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
Leptothorax tuberum exilis v. *specularis* Emery, 1898, Öfvers. finska Vet. Soc., 20: 135, ☿. Süditalien, Sardinien u. Spanien. *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis v. *specularis* Em., Emery, 1916, Bull. Soc. ent. ital. 47: 174.
Leptothorax exilis v. *specularis* Em., Santschi, 1923, Bol. R. Soc. esp. Hist. nat. 23: 3, ♂.
Leptothorax exilis ssp. *creticus* (sic!) Forel, 1910, Ann. Soc. Ent. Belg., 54: 23, ☿ u. ♀. Kreta. *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis ssp. *creticus* (sic!) For., Menozzi, 1936, Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici 29: 289, ♂.
Leptothorax exilis v. *darii* Forel, 1911. Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. 47: 334, ☿. Boudja près Smyrne. *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis v. *darii* For., Menozzi, 1936, Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici 29: 287, Larve u. ♀.
Leptothorax exilis v. *boccaris* Santschi, 1923, Rev. suisse Zool. 30: 331, ☿. Sousse (Tunesien). *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis v. *bocaris* (sic!) Sant., Santschi, 1929, Ann. Bull. Soc. Ent. Belg. 49: 153.

Leptothorax exilis v. *retifer* (sic!) Santschi, 1929, Ann. Bull. Soc. Ent. Belg. 49: 153 ☿. Rabat (Marokko). *Synonymia nova.*
Leptothorax exilis obscurior v. *esmirensis* Santschi, 1936, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc 204, ☿. Marais d'Esmir. *Synonymia nova.*
? *Leptothorax* sp., Bernard, 1956, Riv. Biol. Colon. 16: 74. *Synonymia nova.*

Synonymie und geographische Variabilität

v. *nitidula* For. (5 ☿ Syntypen untersucht). Die Merkmale, auf denen diese Form beruht (Grösse, Skulptur und Farbe), sind in dieser Art ausserordentlich variabel. Die Merkmale der v. *nitidula* finden sich bei einzelnen Tieren verschiedener Herkunft. Auch die morphologischen Merkmale, die Santschi (1923) noch hinzugefügt hat, scheinen mir so winzig und variabel zu sein, dass ich der Meinung von Emery (1989) beipflichte, dass nämlich v. *nitidula* von der typischen Form praktisch nicht unterschieden werden kann.

v. *obscurior* For. (1 ☿ Syntyp untersucht). Emery (1989) betrachtete diese Form zuerst als Varietät von *L. exilis* anstatt von *L. tuberum*, wie sie eigentlich beschrieben worden war. Aber Emery verwechselte die var. *obscura* For. mit *L. kraussei* Em. (objective Synonymie), dennoch folgten alle Autoren der Nomenklatur von Emery. Auf jeden Fall gehört die untersuchte syntypische Arbeiterin deutlich zu *exilis* (dorsales Profil des Alitruncus ohne Unterbrechung) und stellt die gemeine nordafrikanische dunkle und gestreifte Form dar. Diese scheint die äusserste Grenze einer Nord-Süd-Kline zu sein, von der ich viele Exemplare mit verschiedener Ausbildung der betreffenden Merkmale untersucht habe.

v. *leviceps* Em. (☿ Holotypus untersucht). Diese Form stellt das Gegenteil der oben genannten Form in dieser Nord-Süd-Kline dar. Die bleichen Tiere sind im kontinentalen Italien kontinuierlich verbunden mit der schwarzen, gestreiften Form (v. *specularis* Em.). Die charakteristischsten Exemplare sind diejenigen des Toskanischen Archipels (v. *dichroa* Em., Holotypus untersucht). Die Population des Toskanischen Archipels ist die merkwürdigste und morphologisch konstanteste und sie könnte als kleine geographische Rasse betrachtet werden, wenn sie nicht durch kontinentale Populationen mit der typischen Form verbunden wäre.

v. *specularis* Em. (in der Sammlung von Emery konnten keine Typen gefunden werden). Uebergangsformen zwischen dieser Form und der v. *leviceps* wurden schon bei dieser vermerkt. Es bleibt nur noch zu sagen, dass hin und wieder die beiden Varietäten zu gleicher Zeit und am gleichen Ort auftreten. In diesem Fall scheinen die Tiere morphologisch stärker verschieden zu sein. Die Morphologie der einzelnen Individuen innerhalb eines Nestes ist ziemlich konstant. Bei der strengen Monogynie, die Baroni Urbani (1966) nachgewiesen hat, ist dies ohne weiteres verständlich. Die Zugehörigkeit zu einem Nest kann auch in der freien Natur ohne weiteres erkannt werden.

ssp. *cretica* For. (1 ☿ Syntyp untersucht). Die Rasse wurde aufgrund rein

hromatischer und mikroskulptureller Merkmale beschrieben. Die Form geht n die Variationsbreite, die oben beschrieben wurde, gut ein.

v. *darii* For. (1 ☿ Syntyp untersucht). Unterscheidet sich von den andern ·ormen durch die grössere Gestalt (die aber wieder kleiner als die einiger nord- frikanischer Tiere ist) und einige winzige somatische Proportionen. Auch diese ·orm fällt in die Variationsbreite der ganzen Art.

v. *boccaris* Sant. (Holotypus und 2 paratypische ☿☿ untersucht). Steht der . *obscurior* For. ziemlich nahe, zeigt aber ihre Merkmale noch stärker akzentuiert. ie umfasst zusammen mit dieser die dunkelsten, am deutlichsten skulpturierten, rösseren Tiere nordafrikanischer Provenienz.

v. *retifera* Sant. (☿ Holotypus untersucht). Der Holotypus dieser Varietät ist ach meiner Meinung nichts anderes als eines der zahllosen Exemplare der ordafrikanischen Form (v. *boccaris* Sant.), deren Färbung jedoch heller und eren Mikroskulptur seichter ausgebildet ist. Dadurch ist diese Form mit der ypischen Form verbunden.

v. *esmirensis* Sant. (☿ Holotypus untersucht, der als v. *esmiranus* Sant. tikettiert ist). Unterscheidet sich von den andern nordafrikanischen Formen, lie SANTSCHI katalogisiert hat, durch einige kleine Merkmale in der Mikroskulptur, lie sporadisch bei Exemplaren der verschiedensten Herkunft auftreten können.

Leptothorax sp., BERNARD 1956. Dass ich diesen unbestimmten *Leptothorax* ler *L. exilis* zuschreibe, hat den Grund in der Tatsache, dass *L. exilis* eine der äufigsten Arten des Archipels des Galite ist, wie aus dem reichen Material, das nir Herr Prof. B. Lanza zugeschickt hat, hervorgeht. Ausserdem nennt Bernard liese Art nicht in seinem Verzeichnis der Ameisen dieser Insel. Die Exemplare 'on Galite könnten der v. *boccaris* Sant. zugeteilt werden, denn durch die pech- chwarze Farbe, die kräftige Gestalt und die starke Skulptur weichen sie deutlich 'on der Mehrheit der europäischen *exilis* ab. Dies ist wahrscheinlich der Grund, veshalb Bernard die Tiere nicht spezifisch bestimmt hat.

BEZEICHNUNG DER TYPEN

In der Sammlung Emery findet sich eine Arbeiterin von Casamicciola (Isola l'Ischia) VII-1877, die als „Typus" bezeichnet ist. Da die Art (Fundort: Portici ei Napoli) 8 Jahre früher beschrieben wurde, als das Exemplar in Casamicciola esammelt wurde, kann es sich natürlich nicht um den Typus handeln. Sehr vahrscheinlich hat nicht Emery, sondern Menozzi, der die Sammlung nach dem ·ode Emerys geordnet hat, das Exemplar aus Casamicciola als Typus bezeichnet.)eswegen definiere ich hier *Neotypen* aufgrund eines reichen Materials, das von irolo (Ancona) stammt.

Holotypus: 1 ♂ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Storia Naturale, Genova.

Allotypus: 1 ♀ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Stoia Naturale, Genova

Ergatotypus: 1 ☿ von Sirolo (Ancona) in der Sammlung des Museo di Stori Naturale, Genova.

Paratypi: Zahlreiche ♂♂, ♀♀ und ☿☿ in CBU und der Sammlung des Natur historischen Museums Basel und Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Leptothorax exilis ist eine polytypische Art mit einer ziemlich grossen Variabilität, die oft geographisch gebunden sein kann. Sie ist es aber nie in dem Masse dass es gerechtfertigt wäre, Unterarten zu schaffen. Zu den morphologisch differenziertesten und konstantesten Populationen gehören die des Maghreb, deren Angehörige grösser, deutlicher skulpturiert und dunkel sind, und des Toskanischen Archipels, die deutlich zweifarbig sind und deren Tegument kaum skulpturiert und deshalb sehr glänzend ist. Dennoch verbinden gewisse Exemplar verschiedenster Herkunft diese Populationen unter sich durch eine kontinuierlich Serie von Übergangsformen. In den Abbildungen 2—19 sind Exemplare de paratypischen Serie von Sirolo (Ancona) und solche der nordafrikanischen Forn vom Archipel von Galite dargestellt.

Wie man sieht, könnte man versucht sein, die beiden Populationen aufgrun der männlichen Genitalien spezifisch zu trennen. Die Untersuchung von zahlreichem Material verschiedener Herkunft zeigt aber die Existenz von kontinuierlichen Übergangsformen und eine grosse Variabilität auch über die in den Abbildungen dargestellten Extreme hinaus. Im besonderen kann die Spitze des Hypopygiums abgestumpft, die Seiten subparallel (1 ♂ von der Insel Palmajola, die andern Männchen des gleichen Nestes zeigen allerdings nicht diese Ausbildung de Hypopygiums) und die Lacinia kann derart reduziert sein, dass sie vom Profi der Volsella verschwinden kann. Dieses Merkmal tritt mehr oder weniger deutlich bei einigen ♂♂ von den Pontinischen Inseln auf.

Geographische Verbreitung, untersuchtes Material

Die Art ist in Nordafrika verbreitet, östlich von Lybien: Tagiura (MENOZZI 1940 sub v. *specularis*). Tunesien: 3 ☿☿ von Sousse (CS), zahlreiche ☿☿, ♀♀ und ♂♂ vom Archipel von Galite (CBU, CS, CMG). Algerien: CAGNIANT, 1969 4 ☿☿ von Forêt de Msila (CS) und 1 ♀ von Franchetti (CE). Marokko: 1 ☿ von Rabat (CS), 1 ☿ von Mogador (CS), 1 ☿ von Marais d'Esmir (CS). Iberische Halbinsel: Einige zuverlässige Literaturangaben von MÜLLER (1923), CEBALLO (1956) und COLLINGWOOD und YARROW (1969); 1 ☿ mit unlesbarer Fundortabgabe in CE. Frankreich: 1 ☿ von Banyuls-sur-Mer (CE), vom Département Var von BERNARD (1968) angegeben. Italien: Eine vollständige Liste der in der Litaratur angegebenen Fundorte findet sich bei BARONI URBANI (1970). Überdies wurde untersucht Material von Bologna, 2 ☿☿ (CE), 1 ♀ von Mezzanotte (bei Pesaro?

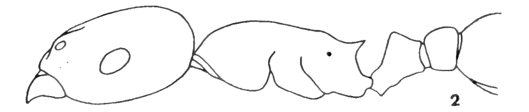


FIG. 2.

Leptothorax exilis EM,. paratypische Arbeiterin von Sirolo (Ancona), Seitenansicht.

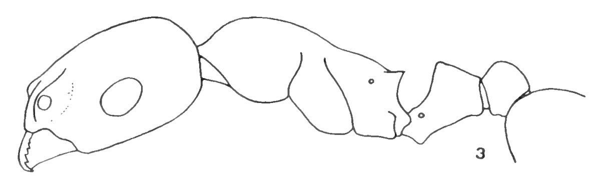


FIG. 3.

Leptothorax exilis EM., Arbeiterin von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Seitenansicht.

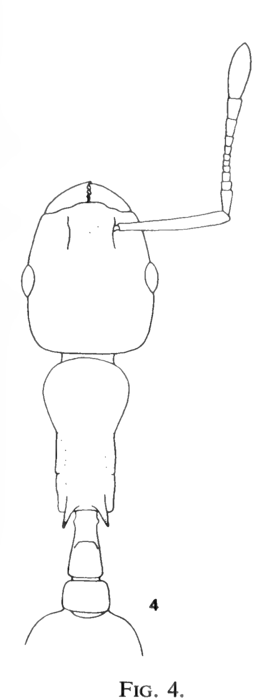


FIG. 4.

Leptothorax exilis EM., paratypische Arbeiterin von Sirolo (Ancona), Dorsalansicht

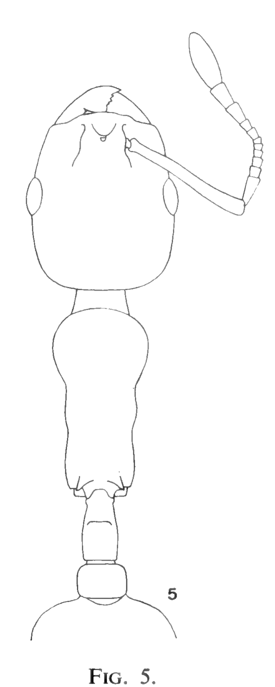


FIG. 5.

Leptothorax exilis EM., Arbeiterin von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Dorsalansicht.

(CE), zahlreiche ☿☿, ♀♀ und ♂♂ von Sirolo (Ancona) (Neotypen, siehe oben), zahlreiche ☿☿, ♀♀ und ♂♂ von 15 verschiedenen Inseln des Toskanischen Archipels (siehe Tabelle I) (CBU, CE, CMG), 1 ☿ von kiesiger Stelle am Fluss Velino bei

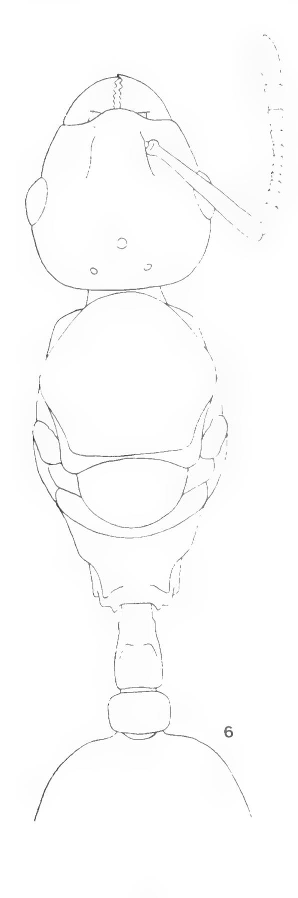


Fig. 6.
Leptothorax exilis Em., paratypisches Weibchen von Sirolo (Ancona), Dorsalansicht.

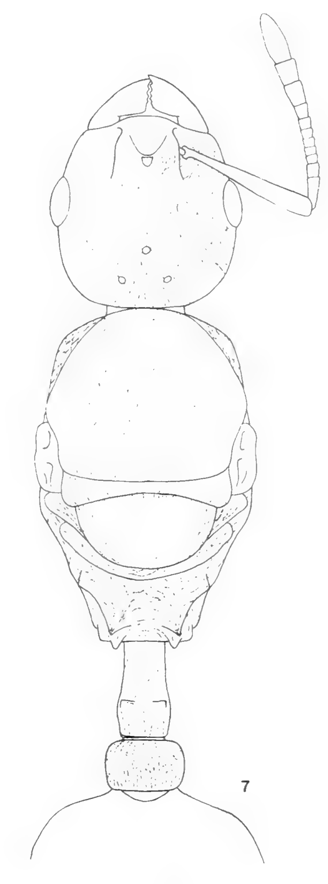


Fig. 7.
Leptothorax exilis Em., Weibchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Dorsalansicht.

Rieti (CBU), zahlreiche ☿☿, ♀♀ und ♂♂ von den Pontinischen Inseln (CBU), zahlreiche ☿☿, 1 ♀ von Peschici (Foggia) (CBU), 1 ♀ von Pasquarello (Bari) (CBU), 1 ☿ und 1 ♀ von Casamicciola (Isola d'Ischia) (CE), 1 ☿ von Otranto (CBU), 8 ☿☿, 3 ♀♀ von Sambiase (Calabria) (CS), 3 ☿☿, 2 ♀♀ von Pantelleria (CMG, CE), zahlreiche ☿☿ von Sorgono (Sardinien) (CS), 1 ☿ von Bocognano (Korsika) (CE), zahlreiche ☿☿, 2 ♀♀, 3 ♂♂ von Poggiolo (Korsika) (CS). Balkanhalbinsel: Zahlreiche in der Literatur genannte Fänge, die von Zimmermann

1934) genannt werden; 1 ☿ von der Insel Veli Barjak (CE), 3 ☿☿ von der Insel Zante (CE), Leukas (FINZI, 1930 sub v. *darii*) 1 ☿ von Kreta (CS). Kleinasien:

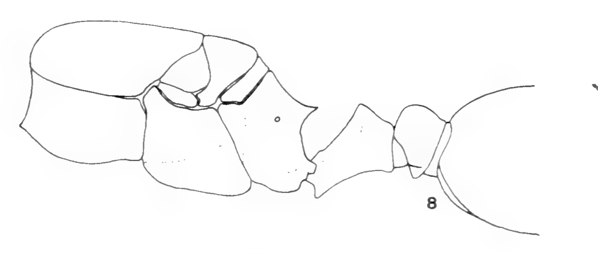


FIG. 8.
Leptothorax exilis EM., Seitenansicht paratypischer Weibchen von Sirolo (Ancona).

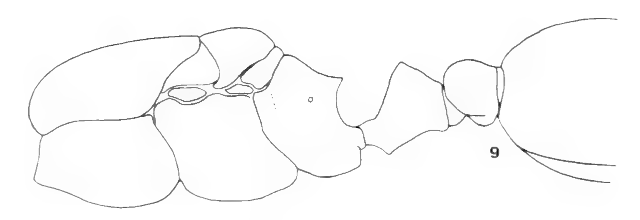


FIG. 9.
Leptothorax exilis EM., Seitenansicht paratypischer Weibchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite).

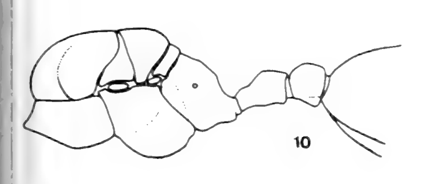


FIG. 10.
Leptothorax exilis EM., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Seitenansicht des Alitruncus und des Pedunculus

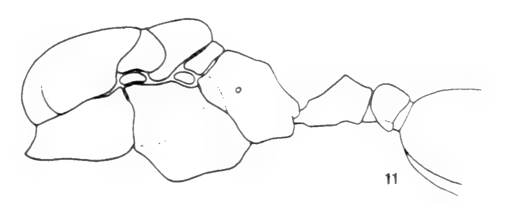


FIG. 11.
Leptothorax exilis EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Seitenansicht des Alitruncus und des Pedunculus.

Smirne (FOREL, 1911 sub v. *darii*), Rhodos (MENOZZI, 1936 sub v. *darii*) Karpathos (MENOZZI, 1936 sub ssp *cretica*).

Es ist interessant, dass diese Art eine der gemeinsten Ameisen der kleinen Mittelmeerinseln ist. Zugleich ist sie oft der einzige *Leptothorax*, der vorhanden

ist. Im kontinentalen Europa und Afrika hingegen ist sie auch dort nie sehr häufig wo sie vorhanden ist.

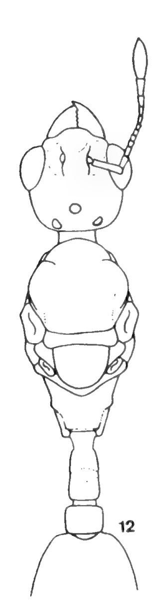


FIG. 12.
Leptothorax exilis EM., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Dorsalansicht.

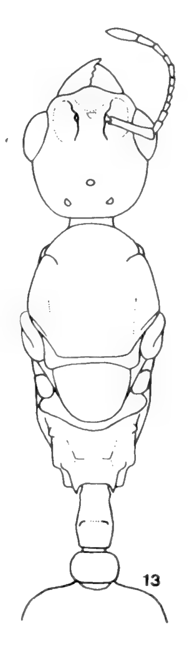


FIG. 13.
Leptothorax exilis EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Dorsalansicht.

3. **Camponotus universitatis** Forel, 1890

Camponotus universitatis Forel, 1890, Le Naturaliste (Paris): 4, ☿. Originalbeschreibung.
Camponotus universitatis For., Würmli, 1969, Boll. Soc. ent. ital. 99-101: 208.

Eine Arbeiterin dieser Art wurde im einzigen Nest von *Camponotus aethiops* LATR., das auf der Insel Pianosa gefunden wurde, entdeckt. Das Vorhandensein auf Pianosa und das Fehlen auf den andern Inseln, wo *C. aethiops* viel häufiger ist, erscheint merkwürdig. *C. universitatis* war bisher nur bekannt von Montpellier, der Umgebung von Genf und Lugano und von Paola in Kalabrien. Es steht nunmehr fest, dass die Art sozialparasitisch bei *C. aethiops* lebt. Wahrscheinlich wurde das Tier, wie viele andere myrmekobiotische Ameisen, oft mit dem Wirt verwechselt, so dass die Chorologie wesentlich reicher sein dürfte. Auf jeden Fall ist eine stark diskontinuierliche Verbreitung, die von ethologischen und nicht paläogeographischen Faktoren bewirkt wird, von vielen parasitischen Ameisen her bekannt (BARONI URBANI, 1967).

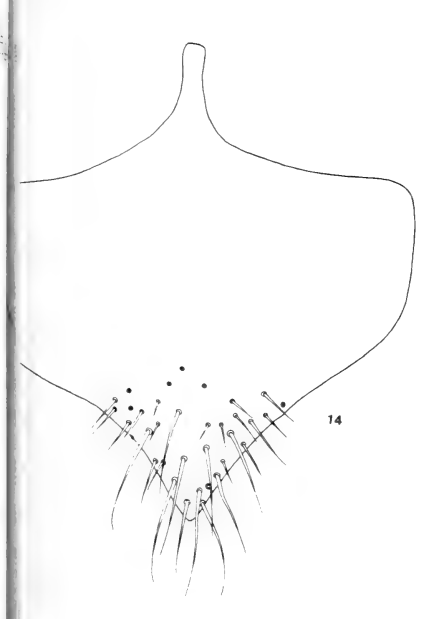


FIG. 14.

...thorax exilis EM., paratypisches Männ-...n von Sirolo (Ancona), Hypogygium.

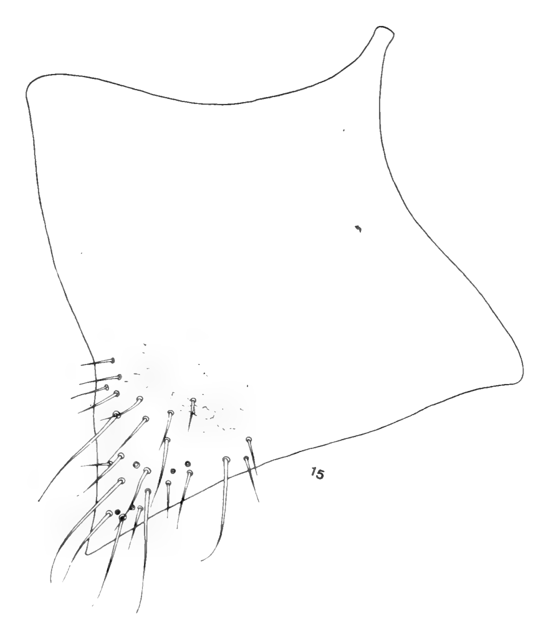


FIG. 15.

Leptothorax exilis EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Hypopygium.

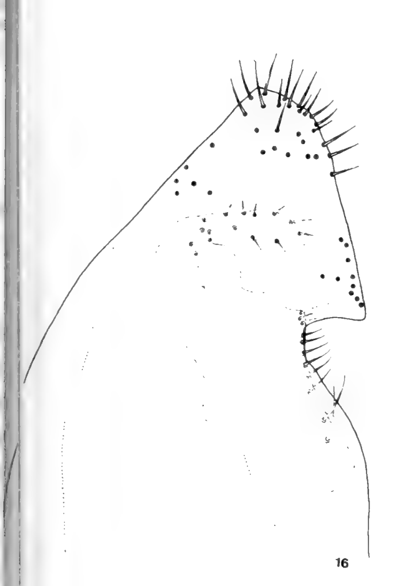


FIG. 16.

...othorax exilis EM., paratypisches ...chen von Sirolo (Ancona), mittlere und äussere Parameren.



FIG. 17.

Leptothorax exilis EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), mittlere und äussere Parameren.

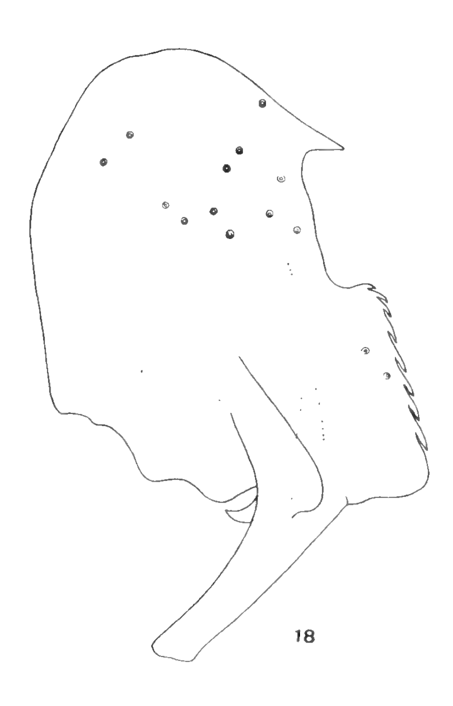


FIG. 18.

Leptothorax exilis EM., paratypisches Männchen von Sirolo (Ancona), Sagitta.

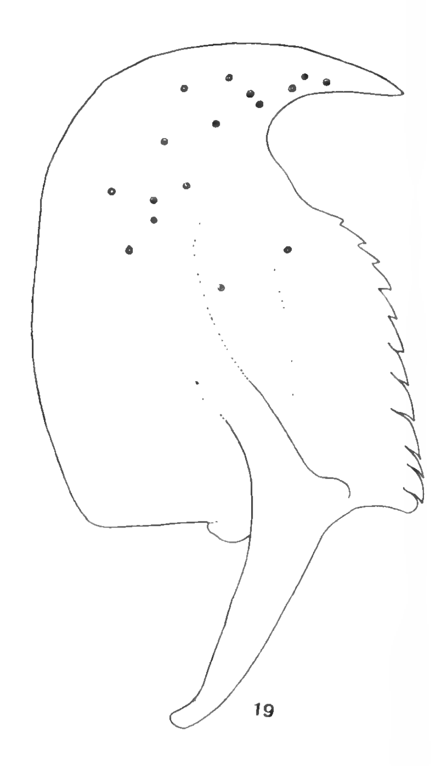


FIG. 19.

Leptothorax exilis EM., Männchen von der Insel Gallo (Archipel von Galite), Sagitta.

DIE VERBREITUNG DER ARTEN AUF DEN EINZELNEN INSELN

Eine vollständige Liste der Arten und der Inseln, auf denen diese gefunden wurden, ist in der Tabelle I gegeben. Der Literatur entnommene Angaben sind mit dem Zeichen +, Originaldaten mit einem Punkt versehen. Dem ist noch beizufügen, dass meine Forschungen, die sich mit Ausnahme von Giglio auf alle zitierten Inseln erstreckten, mir erlaubt haben, fast alle aus der Literatur bekannten Angaben zu bestätigen, allerdings mit Ausnahme einiger Seltenheiten wie *Strongylognathus italicus*, *Cryptopone ochraceum* und *Smithistruma tenuipilis*. Ich habe jedoch keinen Grund, an der Richtigkeit dieser Angaben zu zweifeln.

BETRACHTUNGEN ÜBER DIE BESIEDLUNG DER INSELN

Das Studium der Fauna des Toskanischen Archipels eignet sich gut für einige allgemeine Betrachtungen. Es ist wohl bekannt, dass es zwei sehr verschiedene Möglichkeiten gibt, ein biogeographisches Problem anzupacken. Die erste, die man „statisch“ nennen könnte, versucht, die aktuelle geographische

TABELLE 1

ARTEN	Elba	Argentario	Giglio	Capraia	Montecristo	Pianosa	Giannutri	Gorgona	Palmaiola	Cerboli	Formica Gr.	Gemini Terra	Gemini Fuori	Paolina	Liscoli	Ortano	Rossa	Topi	Scarpa	Scola	Sc. pr. Palmaiola
Amblyopone denticulatum Roger		+																		●	
Cryptopone ochraceum Mayr			+																		
Hypoponera eduardi For.			+					●													
Ponera coarctata Latr.	+	+	+	+				●													
Myrmica sabuleti Meinert	+																				
Stenamma westwoodi West.	+																				
Stenamma striatulum Emery		+																			
Stenamma petiolatum Emery		+																			
Aphaenogaster subterranea Latr.	+	+	+	+	+		+	●												●	
Aphaenogaster spinosa spinosa Emery	+	●	+	+	+	+	+	+	●	+		+	+		+	+		+			
Messor minor Andrè	+		+			●															
Messor structor Latr.	+	●	+					●						●							
Messor capitatus Latr.	+	●	+	+	+	+	+	●	●	+	+	+									
Messor meridionalis wasmanni Krausse				+	+		+	●													
Pheidole pallidula Nyl.	+	+	+					●				+	+	●				+		●	
Cremastogaster scutellaris Ol.	+	+	+	+	+	+	+	●	●	●				●				+		●	
Cremastogaster sordidula Nyl.	+	+	+			+	+				+	+									
Diplorhoptrum fugax Latr.	+	+	+	+	+	●	+	●				+								●	
Myrmecina graminicola Latr.	+	+	+	+			●	●													
Leptothorax lichtensteini Bondr.	●							●													
Leptothorax angustulus Nyl.		+	+	+																	
Leptothorax sp.	●																				
Leptothorax exilis Emery	+	+	+	+	+	●	+	●	●	●	●	+			+			+		●	
Leptothorax tuberum F.	+	+																			
Leptothorax unifasciatus Latr.	+	+	+	+																	
Leptothorax nylanderi F.			+	+																●	
Leptothorax italicus Consani				+																	
Tetramorium caespitum L.	+	+	+			+		●													
Tetramorium meridionale Emery	+	●	+	+	+	+	+	●								+					
Tetramorium semilaeve Andrè		●	+	+		+		+	●										●	●	●
Strongylognathus huberi italicus Finzi	+																				
Smithistruma tenuipilis Emery		+																			
Tapinoma erraticum Latr.	+	+	+	+	+	+															
Plagiolepis pygmaea Latr.	+	+	+	+	+	+	+	●	●	●		+		+	+		+	+		●	
Plagiolepis xene Stärcke							●	●										+			
Camponotus aethiops Latr.	+	●	+	+	+	●	+	+	●	+		+			+	+		+			
Camponotus universitatis For.						●															
Camponotus fallax Nyl.	+																				
Camponotus vagus Scopoli	+																				
Camponotus lateralis Ol.	+	+	+	+	+	+	+	●		●					+	+	+				
Camponotus piceus Leach	+		+	+																	
Camponotus truncatus Spinola			+																		
Lasius flavus F.	+		+	+																	
Lasius niger L.	+		+	+																	
Lasius alienus Först.		+	+	+	+	●	+	●						●	+					●	
Lasius carniolicus Mayr				+																	
Lasius emarginatus Ol.	+		+		+			+						●		+				●	
Formica cunicularia Latr.			+																		
TOTAL	31	26	31	24	14	16	15	22	7	7	3	8	2	6	6	5	2	7	1	11	1

TAB. I

Verbreitung der Ameisenarten, die in den verschiedenen Inseln des Toskanischen Archipels aufgefunden wurden. Funde, die schon in der Literatur verzeichnet sind, sind mit dem Zeichen + versehen, Originalfunde mit einem Punkt ●.

Verbreitung eines Organismus durch die analoge Verteilung der Festländer de Erdvergangenheit zu erklären. Diese Betrachtungsweise setzt natürlich vorau dass die betreffenden Organismen ausserstande sind, sich aktiv oder passiv au zubreiten. Jeannel war mit seinem Buch (1942) der bedeutendste Inspirator diese Ideen. An ihn lehnen sich — mehr oder weniger offen — alle Autoren an, die da Problem des Toskanischen Archipels bearbeitet haben. Die zweite Möglichkei die „dynamisch" genannt zu werden verdient, findet sich in vielen Arbeiten vo allem amerikanischer Autoren der letzten 20 Jahre, wurde jedoch zum ersten Ma ausführlicher dargestellt von MacArthur und Wilson (1963) und nachher vo den gleichen Autoren weiter ausgebaut (1967) unter besonderer Berücksichtigun der Inselfaunen. Bei dieser zweiten Betrachtungsweise nimmt man an, dass ei Grossteil der Organismen sich aktiv oder passiv durch „Propagulen" ausbreiter Für diese wäre die Grenze der geographischen Verbreitung hauptsächlich durc ökologische Faktoren im weitesten Sinne bedingt.

Die Ameisenfauna des Toskanischen Archipels umfasst 48 Arten. Fast all weisen eine weite mediterrane Verbreitung auf und sind deshalb, nach klassische Ansichten, klar tertiären Ursprungs. Dies gilt auch für die andern Gruppen, vo denen etwas bekanntgeworden ist, wie Reptilien, viele Insektengruppen, Arachni den, Gastropoden, Pflanzen usw. Allerdings lässt uns das Vorhandensein eine Pseudoskorpions aus einer sehr seltenen Gattung mit gondwanischem Verbreitungs typus (*Amblyolpium dolfusi* Simon) an eine sekundäre Ausbreitung denke (Lazzeroni, 1969). Dies sind die einzigen Schlüsse, die sich in beinahe der ganze Literatur, die die obengenannten Gruppen betrifft, finden lassen. Anererseit lehren uns die Geologen, dass ein grosser Teil unseres Gebietes periodisch mindes tens bis zum Würm vom Meer bedeckt war (ich verweise zum Beispiel auf di Rekonstruktionen von Pasa, 1953 und von Ruggieri, 1967). Es ist indesse möglich, einige Inseln sicher ins Quartär zurückzudatieren. So ist Capraia ei Vulkan des Postpliozän und mit beinahe absoluter Sicherheit nie mit andern Insel oder dem Festland verbunden gewesen. Das gleiche gilt für Pianosa, die ebenfall postpliozänen Ursprungs ist (siehe die Dokumentation zur *Carta geologic d'Italia*, Blatt 126 (Isola d'Elba), 1969). Es scheint klar zu sein, dass es nunmeh nur zwei Hypothesen zur Entstehung des Archipels gibt: (1) ein Grossteil de Archipels ist beinahe gleichzeitig aufgetaucht und mit dem Festland verbunde gewesen (zum Beispiel durch eine korso-toskanische Landbrücke im Nachwürm oder (2) die Inseln sind rezenten Ursprungs und sind, was Verteilung, Anzah und Morphologie betrifft, mehr oder weniger unverändert geblieben.

Abgesehen davon, dass die geologischen Daten als gesichert angesehen werde können, muss zu Ungunsten der Hypothese einer korso-toskanischen Land brücke gesagt werden, dass eine solche, sofern sie überhaupt existiert hat, siche zu einem grossen Teil von salzhaltigen Sümpfen bedeckt gewesen sein muss. Ei derartiges Milieu wäre sehr ungünstig gewesen und hätte vielen Ameisen, di

TABELLE 2

INSEL	Fläche	Höhe	nung vom Konti- nent	von der zunächst gelegen Insel	der zunächst gelegen Insel	vom Zentrum des Ar- chipels	Abstand von der andern Inseln	Abstand von der Insel Korsika	PHANEROGAMEN		ORTHOPTEROIDEA		FORMICIDEN	
									Verän- derlichen	Voraus gese- henen	Verän- derlichen	Voraus gese- henen	Verän- derlichen	Voraus gese- henen
	X_1 (km²)	X_2 (km)	X_3 (km)	X_4 (km)	X_5 (km²)	X_6 (km)	X_7 (km)	X_8 (km)	Y'_1	Y'_2	Y''_1	Y''_2	Y'''_1	Y'''_2
Elba	223,52	1,019	10	13,3	20,25	7,7	30	50	1.054	1.092	48	47	31	30
Argentario	61	0,635	4	11,5	2,32	68,7	53	128	870	730	14	19	26	27
Giglio	21,21	0,498	26	14	61	56,2	54	108	682	653	33	20	31	26
Capraia	19,26	0,447	53,5	34	223,52	55,7	73	27	611	765	26	36	24	30
Montecristo	10,39	0,645	65	20,5	10,25	35,7	55	60	388	400	16	16	14	14
Pianosa	10,25	0,030	56	13,3	223,52	20	48	43	501	241	29	19	15	11
Giannutri	2,32	0,093	24	11,5	61	78	70	127	205	277	9	10	15	13
Gorgona	2,23	0,255	34	38,75	19,5	89,5	95	60	427	353	25	19	22	17
Palmaiola	0,04	0,085	7,4	3,5	223,52	25,5	42	80	121	142	6	2	7	7
Cerboli	0,04	0,071	7	8,75	223,52	28,5	46	83,5	73	123	1	4	7	6
Formica grande di Gros.	0,04	0,011	13,90	20,55	21,21	47,2	50	112	14	58	4	6	3	5
Isolotto di Porto Erc.	0,036	0,073	6,75	0,3	61	79,5	70	137	79	16	—	—	—	—
Sc° Gemini di Terra	0,016	0,025	25,25	0,1	223,52	7	39	76	—	—	—	—	8	4
Sc° Gemini di Fuori	0,016	0,042	25,5	0,25	223,52	6,5	39	76	—	—	—	—	2	5
Scola di Pianosa	0,015	0,034	57	0,25	10,25	20	51	47,5	80	55	—	—	11	7
Isolotto dei Topi	0,015	0,034	9	0,2	223,52	23,5	42	76,2	48	70	—	—	7	5
Isolotto di Ortano	0,014	0,022	16	0,025	223,52	16,2	39	83	—	—	—	—	5	4
Argentarola	0,014	0,043	11,6	0,318	61	68,2	61	127,7	11	27	—	—	—	—
Isola Rossa	0,014	0,046	12	0,06	61	74,2	65	130	—	—	—	—	2	4
Praiola	0,013	0,034	54,5	0,033	19,5	58,7	71	27,5	27	99	—	—	—	—
Scoglio della Paolina	0,0055	0,013	26,5	0,025	223,52	15,2	42	64	—	—	2	3	6	5
Isolotto del Liscoli	0,0053	0,010	20,75	0,025	223,52	12	39	83	—	—	—	—	6	4
Scarpa di Pianosa	0,004	0,010	57,5	0,253	10,25	20,5	50	46	6	43	1	6	1	6
Isolotto della Cappa	0,0038	0,017	29,5	0,065	21,21	58,7	55	108	17	60	—	—	—	—
Sc° pr. Palmaiola	0,00015	0,009	7,4	3,5	223,52	25,5	42	80	—	—	—	—	1	3

TAB. II

Werte der unabhängigen Veränderlichen (X_1—X_8), die in der Berechnung der vielfachen linearen Regression für den Toskanischen Archipel Verwendung fanden. Die Werte der drei abhängigen Veränderlichen (Y_1) sind neben den Werten der vorausgesehenen (Y_2) vermerkt. Das Zeichen — gibt an, dass keine Daten erhalten wurden.

zurzeit den Archipel bewohnen und von denen ein grosser Teil xerophil, einig geradezu nemorivag sind, kaum ein Überleben oder eine Wanderung gestatte

Ich glaube deswegen, dass die Hypothese einer Besiedlung der Inseln mitte „Propagulen" ziemlich gesichert ist.

Ich habe nun durch das Verfahren der mehrfachen linearen Regression z ermitteln versucht, welches die Faktoren gewesen sein könnten, die die Besiedlun des toskanischen Archipels beeinflusst haben könnten. Die Berechnungen gelte für die drei besser bekannten Gruppen der Phanerogamen, Formiciden un Orthopteroideen. Die unabhängigen Veränderlichen, die in Betracht gezoge wurden, sind:

X_1 = Fläche der zu besiedelnden, resp. bewohnten Insel
X_2 = Höhe der zu besiedelnden, resp. bewohnten Insel
X_3 = Entfernung vom Kontinent
X_4 = Abstand von der zunächst gelegenen Insel
X_5 = Fläche der zunächst gelegenen Insel
X_6 = Abstand vom Zentrum des Archipels
X_7 = Mittlerer Abstand von den andern Inseln
X_8 = Abstand von der Insel Korsika

Die erhaltenen Ergebnisse werden in der Tabelle II mitgeteilt. Man bemerk dabei den erhöhten Approximationsgrad, der in allen Fällen erreicht wurde. Di am wenigsten signifikanten Resultate wurden für die Orthopteroidea erhalter Diese sind jedoch Tiere, die jahreszeitlich sehr beschränkt auftreten und di schwierig zu fangen sind. Deshalb ist durchaus anzunehmen, dass künftige Fo schungen unsere Kenntnisse dieser Gruppe bereichern werden.

Die Reihenfolge der verschiedenen unabhängigen Veränderlichen ist di folgende:

Für die Phanerogamen
$X_2 > X_1 > X_4 > X_8 > X_3 > X_6 > X_5 > X_7$ und $F = 13.5098$ mit 8 und 9 Fre heitsgraden ($p < .001$)

Für die Orthopteroidea
$X_2 > X_1 > X_4 > X_3 > X_5 > X_6 > X_8 > X_7$ und $F = 2.1790$ mit 8 und 4 Fre heitsgraden ($p < .2$)

Für die Formiciden
$X_2 > X_1 > X_4 > X_6 > X_7 > X_3 > X_8 > X_5$ und $F = 13.1026$ mit 8 und 1 Freiheitsgraden ($p < .001$)

Wie man sieht, ist — wenigstens für die drei untersuchten Gruppen und de Toskanischen Archipel — die Reihenfolge der drei ersten Veränderlichen, Höhe Fläche und Abstand von der nächsten Insel, klar gesichert.

Wenn man diese Daten mit den wenigen, bisher in der Literatur enthaltenen rgebnissen vergleicht, sieht man, dass Hamilton, Barth und Rubinoff (1964) nd Hamilton und Rubinoff (1967) gefunden haben, dass die Fläche der zu esiedelnden Insel und die Anzahl der Pflanzenarten die Faktoren sind, die die rtenzahl der Darwinfinken in den Galapagos bestimmt (natürlich ist die zweite nabhängige zugleich mit der ersten korreliert und von ihr abhängig). Die Vögel nd jedoch kein gutes Objekt zur Untersuchung der passiven Verbreitung mittels ropagulen. Sie können sich nämlich, wie schon MacArthur und Wilson (1967) emerken, in einheitlicher Weise über Inseln ausbreiten, die einander so nahe egen, dass eine von der andern aus gesehen werden kann. Analoge Erwägungen ıssen sich auch für die Fledermäuse (sehr flugtüchtig) der Küsteninseln Südmerikas (Koopman, 1958) und die Passerinae der ägäischen Inseln (Watson, itiert bei MacArthur und Wilson, 1967) anstellen.

Von grösserem Interesse indessen sind nach meiner Meinung die Ergebnisse, ie Hamilton, Rubinoff, Barth und Bush (1963) erhalten haben. Sie fanden, ass die Faktoren, die die Flora der Galapagos bestimmen, die Höhe der beohnten Insel, die Fläche der zunächst gelegenen Insel, der Abstand von der Aitte des Archipels sind. Nach Thornton (1967) lassen sich aus dem Studium er Psocidenfauna der Hawaii-Inseln ähnliche Schlüsse ziehen, wenn man eine eitere Variable einführt: den mittleren Abstand von allen andern Inseln. Von ntscheidender Wichtigkeit ist dabei immer der Grad der Isolierung der zu esiedelnden Insel, soweit die Propagulen vom Wind verbreitet werden.

Alle weiteren, oben genannten Ergebnisse wurden hingegen immer mehr oder veniger mit der ökologischen Verschiedenheit in Zusammenhang gebracht, die llen Autoren zufolge der Faktor ist, der die Struktur einer Inselfauna bestimmt. Vie schon Baroni Urbani (1968 *c*) betont hat, enthält diese Behauptung einen Widerspruch zum Konzept der Insel, wie es von allen Autoren angenommen wird. Mit andern Worten, wenn die ökologische Verschiedenheit das Vorhandensein on umweltlichen Refugien (die auch graduell ausgebildet sein können, wenn sie nit der Meereshöhe korreliert sind) in sich schliesst, fehlen alle Eigentümlichkeiten und Merkmale eines Wettbewerbs und somit einer Reduktion der Artenahl, die ja die Inseln von den Kontinenten unterscheidet.

Ich habe nun versucht, die Faktoren zu studieren, die die pflanzliche Beiedlung eines Archipels beeinflussen, der von seiner Geschichte, Grösse und seinen limatischen Bedingungen her völlig verschieden von den Toskanischen Inseln ist. ch habe dazu die Flora von 37 britannischen Inseln gewählt, wie sie sich aus dem Atlas von Perring und Walters (1962) entnehmen lässt. Die Ergebnisse für die ieben unabhängigen Variablen (es fehlt natürlich X_8, der Abstand von Korsika) verden in der Tabelle III dargestellt.

TABELLE 3

INSEL	Fläche	Höhe	Entfernung vom Kontinent	Abstand von der zunächst gelegen Insel	Fläche der zunächst gelegen Insel	Abstand vom Zentrum des Archipels	Mittlerer Abstand von der andern Inseln	ANZAHL VON ARTEN Veränderlichen	ANZAHL VON ARTEN Vorausgesehenen
	X_1 (ac)	X_2 (ft)	X_3 (km)	X_4 (km)	X_5 (ac)	X_6 (km)	X_7 (km)	Y_1	Y_2
Great Britain . .	53.811.465	4.406	32,25	0,25	173.630	44,4	69	1.643	1.665
Ireland . .	20.622.436	3.084	408	1,2	36.171	111	261	1.155	1.102
Skye . . .	428.800	3.234	684	0,5	53.811.465	364,4	318	600	508
Lewis . . .	404.413	2.622	672	12	75.513	458,8	358	527	452
Mull . . .	261.536	3.185	708	1,75	53.811.465	288,6	311	552	559
Islay . . .	255.455	1.609	732	0,75	93.794	234,9	311	600	557
Mainland .	231.776	1.574	336	2,63	52.136	675,2	544	435	391
Anglesey .	173.630	703	411	0,25	53.811.465	70,3	412	883	749
Man . . .	141.263	2.034	513	29	53.811.465	37	365	782	783
Pomona . .	121.600	880	468	1,38	12.108	551,3	440	433	360
Arran . . .	106.149	2,865	684	4,88	53.811.465	181,3	316	574	645
Wight . . .	94.146	800	97,5	2,75	53.811.465	399,6	621	1.024	650
Jura . . .	93.794	2.571	720	0,75	255.455	242,3	307	483	633
South Uist.	90.093	1.994	756	0,75	28.153	407	348	475	485
North Uist	75.513	918	744	2,5	28,153	445,8	332	432	291
Yell . . .	52.136	672	336	0,75	29.874	747,4	604	193	262
Rhum . .	40.960	2.667	708	13,25	428.800	364,4	330	434	516
Achill . .	36.171	2.192	714	1,2	20.622.436	395,9	511	427	469
Hoy . . .	33.920	1.140	504	3	121.600	536,5	507	354	389
Bute . . .	29.998	911	696	0,63	53.811.465	207,2	317	460	458
Unst . . .	29.874	703	312	0,75	52.136	780,7	623	270	250
Jersey . . .	28.717	500	21,75	24	1.274	542	721	860	607
Benbecula .	28.153	409	756	0,75	90.093	436,6	365	392	261
Barra . . .	22.208	1.260	780	6,5	90.093	401,4	341	397	338
Tyree . . .	18.896	459	768	3	18.316	334,8	329	386	345
Cooll . . .	18.316	337	732	3	18.896	336,7	331	453	353
Guernsey .	15.654	300	43,5	3,5	320	508,7	693	821	635
South Ronaldshay	15.064	389	480	5,5	121.600	534,6	436	207	322
Rousay . .	12.108	820	468	1,38	121.600	577,2	482	236	339
Colonsay .	11.076	469	744	9,75	255.455	271,9	319	488	407
Fetlar . . .	9.906	522	312	2,63	52.136	765,9	623	191	246
Rathlin . .	3.398	453	678	4	20.622.436	205,3	338	318	485
Alderney .	1.920	300	15,5	28,75	320	490,2	672	583	626
Sark . . .	1.274	375	34,5	5,75	320	518	700	513	635
Lundy . .	1.047	450	246	17,75	53.811.465	314,5	557	353	587
Caldy . . .	449	182	282	1,13	53.811.465	266,4	521	406	608
Herm . . .	320	328	39,75	3,5	15.654	514,3	638	415	621

TAB. III

Werte der unabhängigen Veränderlichen (X_1—X_7), die in der Berechnung der vielfachen linearen Regression für die Pflanzen von 37 britannischen Inseln Verwendung fanden. Die Werte der abhängigen Veränderlichen (Y_1) sind neben den vorhergesagten (Y_2) verzeichnet.

Die Reihenfolge der verschiedenen Unabhängigen ist
$_1 > X_2 > X_5 > X_4 > X_7 > X_3 > X_6$ $F = 16.4766$ mit 7 und 29 Freiheitsgraden ($p < .001$).

Der britannische Archipel ist einer der wenigen Fälle, in denen die Fläche ıehr als die Höhe die Artenzahl der Pflanzen beeinflusst. Demnach kommt hier ɛr Gleichung von ARRHENIUS (1921), die für die kleinen Inseln aufgestellt wurde, och eine grössere Bedeutung zu.

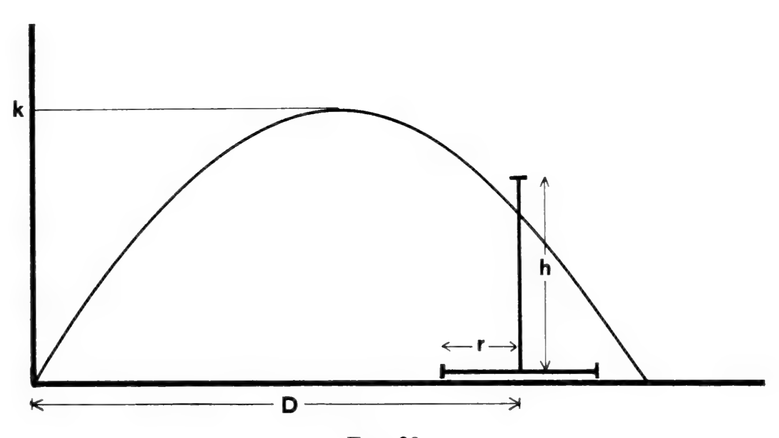


FIG. 20.
Schematische Darstellung der parabolischen Flugbahn einer Propagula, die von einer Insel Kraft ihrer Höhe aufgefangen wird.

Meiner Meinung nach gibt es dafür eine Erklärung, die wesentlich verschieden st von denen, die bisher gegeben wurden. Wenn wir voraussetzen, dass in allen ɔehandelten Gruppen, die Ausbreitung durch den Wind erfolgt, kann man ;rosso modo annehmen, dass die Flugbahn, längs der die Propagulen sich bevegen, durch eine Parabel approximiert werden kann (Fig. 20).

Die Gleichung dieser Parabel ist

$y = -ax^2 + bx$ wobei gilt: $a, b > 0$.

hre Wurzeln sind $x_1 = 0$ und $x_2 = \frac{b}{a}$.

Betrachten wir zuerst die Menge der Schnittpunkte der Parabel mit der Ɔberfläche der Insel. Dazu nehmen wir an, dass die Insel keine Höhe besitzt.

Damit eine Propagule auf die Insel fallen kann, muss erfüllt sein

$$D - r \leq \frac{b}{a} \leq D + r$$

$$a(D - r) \leq b \leq a(D + r)$$

Die Ordinate des Scheitelpunktes ist

$$nh = \frac{b^2}{4a} \quad \Rightarrow \quad a = \frac{b^2}{4nh}$$

Dies ergibt mit der obigen Ungleichung zusammen

$$b^2 \frac{D-r}{4nh} \leqq b \leqq b^2 \frac{D+r}{4nh}$$

Damit ergibt sich

$$b \frac{D-r}{4nh} \leqq 1$$

$$b \leqq \frac{4nh}{D-r} \qquad [1]$$

und

$$b \frac{D+r}{4nh} \geqq 1$$

$$b \geqq \frac{4nh}{D+r} \qquad [2]$$

Wenn man die Menge der Auftreffpunkte, die nur von der Höhe bestimm[t] werden, berechnet, muss gelten

$$h \geqq -aD^2 + bD \quad \Rightarrow \quad a > \frac{bD-h}{D^2} = \frac{b}{D} - \frac{h}{D^2}$$

und

$$-aD^2 + bD > 0 \quad \Rightarrow \quad a < \frac{b}{D}$$

daher auch

$$\frac{b}{D} - \frac{h}{D^2} < a < \frac{b}{D}, \quad \text{Ordinate des Scheitelpunktes} \quad a = \frac{b^2}{4K} \quad \boxed{K = nh}\ .$$

Wenn man a ersetzt und umformt, erhält man folgende Ungleichungen

$$\boxed{\frac{b}{D} - \frac{h}{D^2} < \frac{b^2}{4K}} < \frac{b}{D}$$

$$\frac{1}{D} - \frac{h}{bD^2} < \boxed{\frac{b}{4K} < \frac{1}{D}}$$

$$\boxed{b < \frac{4K}{D}} = b < \frac{4nh}{D} \qquad [3]$$

$$\boxed{\frac{b^2}{4K} - \frac{b}{D} + \frac{h}{D^2} > 0}$$

$$b^2D^2 - 4\,KDb + 4\,Kh > 0$$

Die Auflösungen dieser quadratischen Ungleichung sind

$$b = \frac{2\,KD \pm \sqrt{4\,K^2D^2 - 4\,KD^2h}}{D^2}$$

$$b = \frac{2\,KD \pm 2\,D\sqrt{K(K-h)}}{D^2}$$

$$= \frac{2}{D}\left[K \pm \sqrt{K(K-h)}\right] \begin{cases} \frac{2}{D}\left[K + \sqrt{K(K-h)}\right] \\ \frac{2}{D}\left[K - \sqrt{K(K-h)}\right] \end{cases} \qquad \boxed{K \geq h}$$

Daraus folgt

$$b < \frac{2}{D}\left[K - \sqrt{K(K-h)}\right] = \frac{2}{D}h\left[n - \sqrt{n(n-)1}\right] \qquad [4]$$

$$b > \frac{2}{D}\left[K + \sqrt{K(K-h)}\right] = \frac{2}{D}h\left[n + \sqrt{n(n-1)}\right] \qquad [5]$$

Wenn wir die Relationen [1], [2], [3], [4], [5] zusammenstellen, erhalten wir von [1], [2], [3]

$$\frac{4\,nh}{D + r} < b < \frac{4\,nh}{D}$$

Aus dem Vergleich von [4] und [3] ergibt sich

$$\frac{2\,h}{D}\left[n - \sqrt{n(n-1)}\right] \lesseqgtr \frac{4\,nh}{D}$$

$$n - \sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr 2\,n$$

$$- \sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr n$$

$$\sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr - n$$

Da die linke Seite der letzten Relation grösser als 0, die rechte hingegen kleiner als 0 ist, gilt in dieser Ungleichung das Zeichen $>$. Für die drittletzte Relation ist demanch entschieden

$$n - \sqrt{n(n-1)} < 2\,n$$

Aus dem Vergleich von [5] und [3] bekommen wir

$$n + \sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr 2\,n$$

$$\sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr n$$

$$(n^2 - n) \lesseqgtr n^2$$

Es gilt das Zeichen $<$.

Also $$n + \sqrt{n(n-1)} < 2n$$

[4] und [2] zusammen ergeben

$$\frac{2h}{D}\left[n - \sqrt{n(n-1)}\right] \lesseqgtr \frac{4nh}{D+r}$$

$$n - \sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr \frac{2nD}{D+r}$$

$$-\sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr n\frac{D-r}{D+r}$$

Da $D - r > 0$, gilt hier das Ungleichheitszeichen $<$.

Aus der Gegenüberstellung von [5] und [2] erhält man

$$\frac{2h}{D}\left[n + \sqrt{n(n-1)}\right] \lesseqgtr \frac{4nh}{D+r}$$

$$n + \sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr \frac{2nD}{D+r}$$

$$\sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr n\left(\frac{2D}{D+r} - 1\right)$$

$$\sqrt{n(n-1)} \lesseqgtr n\left(\frac{D-r}{D+r}\right)$$

$$n^2 - n \lesseqgtr n^2\left(\frac{D-r}{D+r}\right)^2$$

$$1 - \frac{1}{n} \lesseqgtr \left(\frac{D-r}{D+r}\right)^2$$

$$\frac{1}{n} \lesseqgtr 1 - \left(\frac{D-r}{D+r}\right)^2 = 1 - \frac{D^2 + r^2 - 2Dr}{D^2 + r^2 + 2Dr}$$

$$= \frac{D^2 + r^2 + 2Dr - D^2 - r^2 + 2Dr}{(D+r)^2} = \frac{(D+r)^2}{4Dr}$$

$$n \lesseqgtr \frac{(D+r)^2}{4Dr}$$

Wenn $n < \frac{(D+r)^2}{4Dr}$ gilt, dann gilt auch $\frac{2h}{D}\left[n + \sqrt{n(n-1)}\right] < \frac{4nh}{D+r}$.

Die vollständige Relation sicht so aus:

$$\frac{4\,nh}{D+r} < b < \frac{4\,nh}{D} \qquad [6]$$

Wenn hingegen $n > \frac{(D+r)^2}{4\,Dr}$ ist, dann gilt $\frac{2\,h}{D}\left[n+\sqrt{n\,(n-1)}\right] > \frac{4\,nh}{D+r}$.

Die vollständige Relation:

$$\frac{2\,h}{D}\left[n+\sqrt{n\,(n-1)}\right] < b < \frac{4\,nh}{D} \qquad [7]$$

ᴀus all diesem ergibt sich, dass die Höhe der Parabel, über die wir jedoch keine xperimentellen Daten besitzen, den Faktor darstellt, der die Werte von b betimmt, wie es oben als Hypothese formuliert worden ist. Auf jeden Fall erscheint ı der Formel [**6**] die Höhe der zu besiedelnden Insel im vierfachen Verhältnis um Abstand vom Festland und vom Radius und in [**7**] liegen die Werte von b wischen einem zwei- und einem vierfachen Verhältnis von n. Im Toskanischen ʌrchipel gilt — wenigstens für die grösseren Inseln — die Relation $1{,}2 \leqq [(D+r)^2/ \cdot Dr] \leqq 4$ und es erscheint deshalb unwahrscheinlich, dass im Fall von Relation [**6**] ine derart grosse Anzahl von Propagulen in eine Höhe verfrachtet wird, die ;rösser als 4 km ist. Wenn wir die tiefen Werte von h und die erhöhten Werte von ጋ betrachten, erscheint es notwendig, für die kleinern Klippen eine Besiedlung ′on den nächsten Inseln statt vom Festland aus zu fordern, damit das Modell ;ültig bleibt.

Mit andern Worten, die Schrankenwirkung der Inseln gegenüber Propagulen, ʌie sie aus den Gleichungen von Wilson und Hunt (1967) und MacArthur und Wilson (1967, s. 127) hervorgeht, hat nur für schwimmende Propagulen Gültigkeit. Wenn wir im Gegensatz dazu annehmen, dass die Propagulen durch den Wind verbreitet werden und sie sich auf einer parabolischen Flugbahn bewegen, so ergibt sich, dass die Inseln bloss die Wirkung eines Filters haben. Diese Wirkung steht proportional zur Höhe der Insel. Die Fläche der Insel wird nur bei sehr grossen Inseln bestimmend, wie wir es im Fall der pflanzlichen Besiedlung der britischen Inseln gesehen haben.

Schauen wir uns nun die Ameisenfauna des Toskanischen Archipels etwas genauer an: Es fällt auf, dass 2 von den 48 von den Inseln bekannten Taxa (*Aphaenogaster spinosa* Em. und *Leptothorax exilis* Em.) fast auf allen Inseln gemein sind und eine abweichende Morphologie zeigen, die zu einer subspezifischen Trennung verleiten könnte. Diese beiden Taxa werden auf dem ganzen gegenüberliegenden italienischen Litoral und auf Korsika durch andere, morphologisch sehr nahe stehende Taxa vertreten. Die einfachste Erklärung ist, dass die betreffenden Arten durch Propagulen, die eine Mutation enthielten, eine einzige Insel besiedelt haben oder dass eine schon vorhandene Population mutiert und sich dann stabilisiert hat. Von dieser Insel aus aber haben sich die beiden Arten

wiederum durch Propagulen über die andern Inseln ausgebreitet. Es ist besonder bedeutsam, dass diese durch eine besondere Morphologie ausgezeichneten Popu lationen auf dem Monte Argentario sehr häufig sind. Er kann als eine „fossil Insel" betrachtet werden (Fig. 1), da seine Verbindung mit dem Festland erst i jüngster Zeit zustandekam. Auf dem toskanischen Litoral hingegen, das der Monte Argentario gegenüberliegt, finden sich immer kontinentale Populationer deren Morphologie verschieden und konstant ist. Die Möglichkeiten eines Aus tausches zwischen den kontinentalen und den insulären Populationen des Mont Argentario sind heute beinahe unbegrenzt. Die Festlandsbrücke muss erst dan zustandegekommen sein, nachdem sich die Inselpopulationen differenziert un stabilisiert hatten. Deswegen hat es der gegenseitige Austausch von Propagule nie zugelassen, dass sich kontinentale Populationen auf der Insel festsetze (und vice versa).

Die Existenz und Bedeutung solcher „stepping stone" — Inseln, die ein Besiedlung durch Organismen begünstigen oder gar erst ermöglichen können haben schon WILSON und HUNT (1967) und MACARTHUR und WILSON (1967 hervorgehoben. Allerdings darf ihre Rolle, auch wenn in einigen Fällen (wie be den Ameisen der Toskanischen Inseln) ihre Funktion anscheinend stets be stimmend gewesen ist, doch nicht überschätzt werden. Betrachten wir z.B. di Besiedlung der Insel Samoa, die den zitierten Autoren zufolge eher von Futun und Wallis als von den Fidschi-Inseln aus erfolgte:

Wenn die Propagulen gemäss der Normalverteilung ausgestreut worden sind können wir keinen Schluss ziehen über die Art und Weise der Besiedlung, da wi keine Angaben über das σ erhalten können, auch wenn wir einen bestimmter Durchschnitt annehmen. Um das Wahrscheinlichkeitsintegral vereinfachen zu können und das σ verschwinden zu lassen, wie es die Autoren getan haben, is nötig, dass das σ ausserordentlich klein im Verhältnis zum Durchschnitt wird was aber in einem Gegensatz zu den Ausgangshypothesen steht. Wenn hingeger die Propagulen gemäss einer negativen Exponentialfunktion verteilt sind, kanr man sehen

Durchschnitt = Standardabwichung = λ

Wenn wir die grösste Distanz ($\bar{x}$), die eine Propagule bei einem bestimmten Wahr-scheinlichkeitsgrad (α) erreichen kann, zu ermitteln suchen, können wir schreiben

$$\int_0^{\bar{x}} \frac{1}{\lambda} e^{-\frac{x}{\lambda}} d\lambda = \alpha \qquad \text{dabei gibt} \qquad -e^{-\frac{x}{\lambda}} \Big|_0^{\bar{x}} = \alpha$$

$$-e^{-\frac{\bar{x}}{\lambda}} + 1 = \alpha \qquad\qquad e^{-\frac{\bar{x}}{\lambda}} = 1 - \alpha$$

$$\log_e (1-\alpha) = -\frac{\bar{x}}{\lambda} \qquad \text{daraus folgt}$$

$$\bar{x} = -\lambda \log_e (1-\alpha)$$

ı Worten ausgedrückt: Wenn wir erfahren wollen, welche grösste Distanz die ·opagulen erreichen können, die gemäss einer negativen Exponentialfunktion ·rteilt sind, deren Durchschnitt gleich 100 Meilen bei einer Signifikanz von 0,01 t, erhält man

$$\bar{x} = -100 \log_e 0.01 = 460.518 \text{ Meilen.}$$

Eine noch konkretere Annäherung hat ein einfaches Programm GPSS III ·möglicht. Es hat mir erlaubt, 20 000 Propagulen mit negativer Exponential-·rteilung und dem Durchschnitt 100 Meilen zu erzeugen. Die Resultate findet ıan in der Fig. 21 graphisch dargestellt. Das Modell, das uns erlaubt, die An-unftswahrscheinlichkeit einer Propagula gemäss dem Verhältnis zwischen der ahl der von einer benachbarten „stepping stone"-Insel entlassenen Propagulen nd der Zahl der von einem anderen grösser und weiter entfernten Ausgangsort ntlassenen Propagulen zu berechnen, erreicht einen umso höheren Grad von itness, je geringer die Fähigkeit der Propagulen, sich zu verschieben, ist. Im ben erwähnten Fall mit einem mittleren Verbreitungsweg von 100 Meilen (der er einzige numerisch annehmbare Wert ist und der noch Futuna und Wallis eine ominante Rolle bei der Besiedlung zubilligt) sieht man, dass bloss 0,97 % aller 'ropagulen fähig sind, die Distanz Futuna-Samoa zurückzulegen. Für den ıbstand Wallis-Samoa sind es gar nur 0,26 %. Überdies müssen die berechneten bsoluten Zahlen durch eine Zahl geteilt werden, die sehr nahe bei 360 liegt, um ie Zahl der Propagulen zu erhalten, die auch die rechte Richtung einschlagen.)ies heisst, dass von 30 000 Propagulen, die von Futuna aus ausgesandt werden, veniger als eine Samoa erreicht. Wenn man bedenkt (siehe oben), wie gross die ahl der Propagulen sein müsste, damit eine Art in Samoa Fuss fasst, kann man nnehmen, dass ein Beobachter die Propagulen sehen und ihre Frequenz ab-chätzen könnte, da ja viele Propagulen notwendigerweise makroskopische)imensionen aufweisen. Dies bestärkt meiner Meinung nach die Hypothese, dass lie Verbreitung der allermeisten Propagulen durch den Wind erfolgt, dass es lamit möglich ist, dass sie von relativ entfernten Gegenden her kommen und dass viederum damit die Zahl der emittierten Propagulen viel grösser sein muss.

Zusammenfassung

Auf den Inseln des Toskanischen Archipels finden sich 48 Arten von Ameisen, von denen fast alle eine mehr oder weniger grosse Verbreitung im Mediterran-gebiet aufweisen. Zwei Arten (*Aphaenogaster spinosa* Em. und *Leptothorax exilis* Em.) haben hier eine schwach ausgeprägte Rasse ausgebildet, der jedoch kein Name verliehen wird. Die Ergebnisse, die aus dem Studium der Ameisen gewonnen wurden, werden mit den Angaben über die Phanerogamen und Orthop-teroideen des Gebiets verglichen. Es ist in allen drei Gruppen beinahe unmöglich,

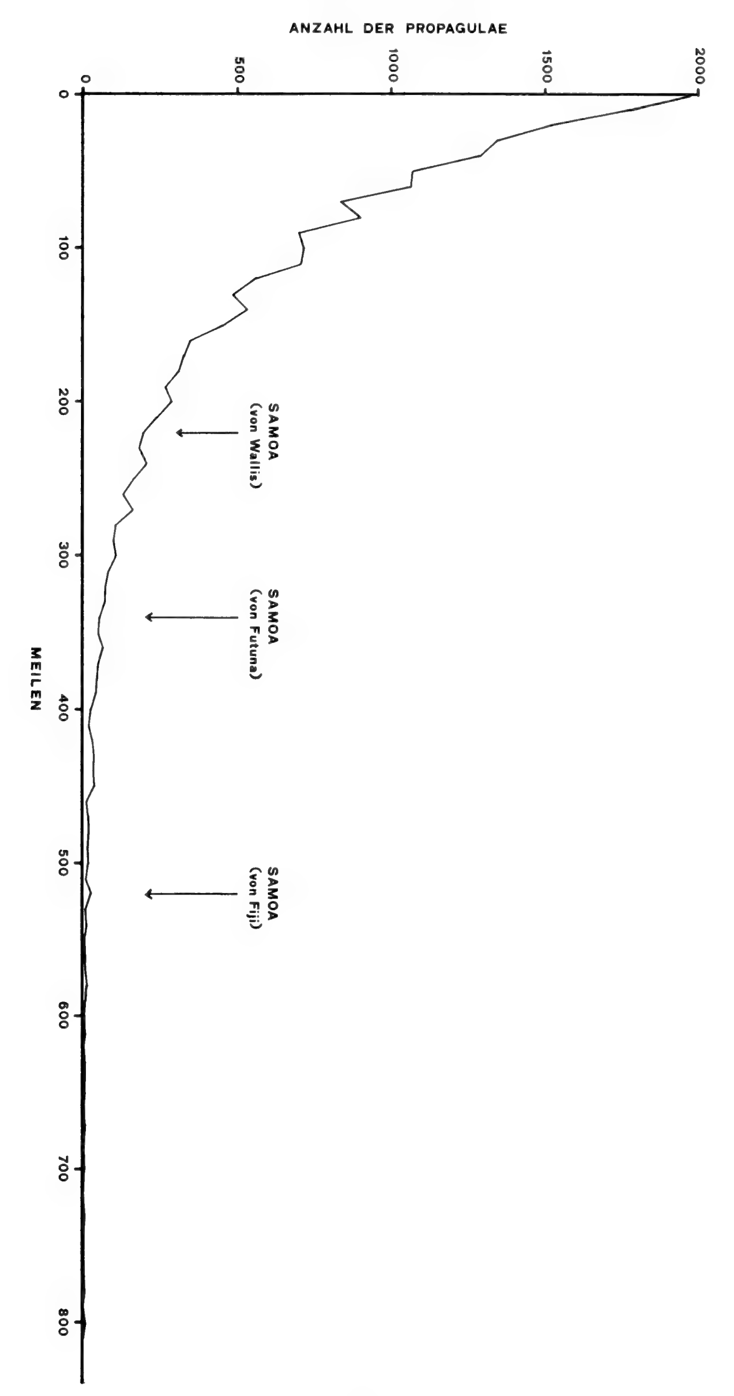


FIG. 21.

Graphische Darstellung der Distanzen, die von 20 000 Propagulen zurückgelegt wurden. Dies wurden gemäss einer negativ exponentiellen Verteilung von einem Rechner IBM 7090 erzeug Die Pfeile geben den Abstand von der jeweiligen Ausgangsinsel nach Samoa an.

ie heutige Besiedlung der Toskanischen Inseln durch die wechselnde Konfigu-ıtion der Erdoberfläche in der Vergangenheit zu erklären. Unter der Annahme er Hypothese, dass die Inseln durch Propagulen besiedelt worden sind, hat ein 1odell einer vielfachen linearen Regression einen erhöhten Grad von Fitness rgeben und uns erlaubt, einige allgemeine Schlüsse zu ziehen über die Herkunft on Inselpopulationen. Es wird weiterhin die Hypothese aufgestellt, dass der rössere Teil der Propagulen durch den Wind transportiert wird, und dass diese ich auf einer Flugbahn bewegen, die sich durch eine Parabel approximieren lässt.)ie kleinen Inseln haben folglich die Wirkung eines Filters, die proportional zur Iöhe der Inseln und zur Menge der Propagulen steht. Von einer gewissen Grösse iner Insel an, ist ihre Fläche von grösserer Bedeutung für das Einfangen von 'ropagulen. Diese Hypothesen finden in den untersuchten und von Fall zu Fall iskutierten Beispielen eine Bestätigung.

Riassunto

La fauna mirmecologica dell'Arcipelago Toscano risulta costituita da ·8 specie, quasi tutte a più o meno vasta distribuzione mediterranea. Due di esse *Aphaenogaster spinosa* Em. e *Leptothorax exilis* Em.) sembrano avere differen-:iata una debole razza, cui però non viene dato un nome, nelle isole dell'Arci-›elago. I dati risultanti dallo studio delle formiche vengono comparati con quelli legli altri due gruppi meglio conosciuti: le Fanerogame e gli Ortotteroidei. Per utti e tre questi gruppi una spiegazione del popolamento dell'Arcipelago mediante 'icissitudini paleogeografiche è praticamente impossibile. Al contrario, un modello li regressione lineare multipla, basato sull'ipotesi che le isole siano state popolate nediante propagule, ha dato un elevato grado di fitness ed ha permesso di spiegare ınche alcune modalità del popolamento insulare in genere. Si avanza l'ipotesi, ra l'altro, che la maggior parte delle propagule sia di natura aerea e che si muova ›econdo una traiettoria approssimabile con una parabola. In conseguenza di ciò, e piccole isole avrebbero un effeto-filtro, proporzionale alle loro altezza, sul flusso lelle propagule, mentre, oltre una certa soglia, la maggiore incidenza delle pro-›agule sarebbe dovuta al crescere dell'area. Queste ipotesi trovano conferma nella :asistica esaminata e discussa di volta in volta.

Summary

The ant fauna of the Tuscanian Archipelago consists of 48 species, mostly with a more or less broad Mediterranean distribution. Two of these species (*Aphaenogaster spinosa* Emery and *Leptothorax exilis* Emery) seem to have

differentiated a small geographical race each, which are common to all the islanc of the archipelago. But the author, after a study of the whole geographical varia tion of these species, prefers not to propose new names for them. The result of the study of the ant population are compared with the populations of the bes known groups from the same area: Plants and Orthopteroidea. For all these thre groups an explanation of the origin of population by means of palaeogeographica data is almost impossible. On the other hand, a multiple linear regression, base on the hypothesis that islands have been invaded by propagulae in a relativel recent period, has given a good degree of fitness. The results suggest that one o a few islands have been invaded by propagulae from the Italian peninsula an that these islands serve as stepping stones for the definitive population of th whole archipelago. Some additional conclusions on theoretical islands bic geography have been reached. In particular, the author suggests that most of th propagulae should be aereal, and that they fly passively on a trajectory whic might approximate a parabola. If this is so, small islands will have a filter-effec on propagular flow proportional to their altitude, but, after a given threshold, th greater incidence of propagulae is determined by the area. These hypothesis ar confirmed by the cases examined and discussed in the text.

LITERATUR

— 1969. *Carta geologica d'Italia.* Foglio 126 (Isola d'Elba).

Arrhenius, O. 1921. *Species and area.* J. Ecol. 9: 95-99.

Baccetti, B. 1954. *Contributo alla conoscenza dell'Ortotterofauna della Toscana conti nentale.* Redia 39: 75-155.

— 1968. *Notulae orthopterologicae. XXV. Ortotteroidei delle isole Pianosa a Monte cristo.* Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B, 75: 79-94.

Baroni Urbani, C. 1966. *Ulteriori osservazioni ed esperienze sulla monoginia dei For micidi: saggio di un'analisi del comportamento in Leptothorax exilis* Em Insectes soc. 13: 173-184.

— 1967. *Le distribuzioni geografiche discontinue dei Formicidi mirmecobiotici.* Arch bot. biogeogr. ital. 43: 355-365.

— 1968*a*. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VI. Il popolamento mirmecologico dell isole Maltesi.* Arch. bot. biogeogr. ital. 44: 224-241.

— 1968*b*. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VII. L'isola di Montecristo.* Atti Soc tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B. 75: 95-107.

— 1968*c*. *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. VIII. L'isola di Giannutri ed alcuni scog minori dell'Arcipelago Toscano.* Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem. Ser. B 75: 325-338, 1 tab.

— 1970. *Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia (Studi sulla mirmecofaun d'Italia. IX).* Mem. Soc. ent. ital. (im Druck).

Bernard, F. 1968. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. 3. Les fourmis (Hyme noptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale.* Paris, 411 p

EBALLOS, G. 1956. *Catalogo de los Himenopteros de España.* Madrid, 554 p., 1 tab.

OLLINGWOOD, C. A. & I. H. H. YARROW. 1969. *A survey of Iberian Formicidae.* Eos. 44: 53-101.

MERY, C. 1915. *Contributo alla conoscenza delle formiche delle isole italiane. Descrizioni di forme mediterranee nuove o critiche.* Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 46: 244-270, 1 Tab.

INZI, B. 1924. *Formiche dell'isola d'Elba e Monte Argentario.* Boll. Soc. ent. ital. 56: 12-15.

— 1930. *Die Ameisen der Jonischen Inseln.* Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 5: 309-319.

— 1932. *Raccolte entomologiche nell'isola di Capraia fatte da C. Mancini e F. Capra (1927-1931).* Mem. Soc. ent. ital. 9: 162-165.

AMILTON, T. H., R. H. BARTH JR. & J. RUBINOFF. 1964. *The environmental control of insular variation in bird species abundance.* Proc. nat. Acad. Sci. U.S. 52: 132-140.

AMILTON, T. H. & I. RUBINOFF. 1967. *On predicting insular variation in endemism or simpatry for the Darwin finches in the Galapagos Archipelago.* Am. Nat. 101: 161-171.

— , I. RUBINOFF, R. H. BARTH JR. & G. BUSH. 1963. *Species abundance : natural regulation of insular variation.* Science 142: 1575-1577.

AMILTON, W. D. 1964. *The genetical evolution of social behaviour.* J. theor. Biol. 7: 1-52.

ANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres. Eléments de biogéographie.* Paris, 514 p., 8 tab.

OOPMAN, K. F. 1958. *Land bridges and ecology in bat distribution on islands off the northern coast of South America.* Evolution 12: 429-439.

AZZERONI, G. 1969. *Ricerche sugli Pseudoscorpioni. V. L'isola di Giannutri.* Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., Ser. B, 76,

IACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1963. *An equilibrium theory of insular zoogeography.* Evolution 17: 373-387.

— 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton (N.J.). 203 p.

IÜLLER, G. 1923. *Le formiche della Venezia Giulia e della Dalmazia.* Boll. Soc. adriat. Sci. nat. 28: 11-180.

ASA, A. 1953. *Appunti geologici per la paleogeografia delle Puglie.* Mem. Biogeogr. adriat. 2: 175-286, 11 tab.

ERRING, F. H. & S. M. WALTERS. 1962. *Atlas of the British flora.* London.

UGGIERI, G. 1967. *The Miocene and later evolution of the Mediterranean Sea.* Syst. Assoc. Publ. No. 7. *Aspects of Tethyan Biogeography :* 283-290.

OMMIER, S. 1903. *La flora dell'Arcipelago Toscano. N. Giorn. Bot. ital.* 9: 319-354; 10: 133-200.

HORNTON, W. B. 1967. *The measurement of isolation on archipelagos and its relation to insular faunal size and endemism.* Evolution 21: 842-849.

ILSON, E. O. & G. L. HUNT JR. 1967. *Ant fauna of Futuna and Wallis, stepping stones to Polynesia.* Pacif. Insects 9: 563-584.

IMMERMANN, S. 1934. *Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna Süddalmatiens.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 84, 1-65.

Dr. Cesare BARONI-URBANI
Naturhistorisches Museum
Augustinergasse 2
4051 BASEL (Schweiz).

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 57: 1069-1122 — Décembre 1971

Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten

von

Dieter FRÖSCH

Mit 27 Abbildungen und 6 Tabellen

INHALT

I. EINLEITUNG

Das Zentralnervensystem der Cephalopoden nimmt in der anatomischen un sinnesphysiologischen Neurologie der Avertebraten eine Vorzugsstellung ei Nicht nur hoffte man stets, durch vergleichend anatomische Studien die Vo geschichte dieser einst formenreichen Molluskenklasse erhellen zu könne sondern bald wurde auch erkannt, dass das gut zugängliche Gehirn ein vorzüg liches Objekt für histologische und experimentelle Untersuchungen abgibt.

Mit Cuvier (1817) und Chéron (1866) begann eine imposante Reihe vo diesbezüglichen Arbeiten, deren Reichtum wir nur mit den bedeutendsten Vertre tern würdigen können. Dietl (1878) und Pfefferkorn (1915) haben sich mit de Anatomie der Octopodengehirne, Thore (1939) überdies mit derjenigen vo Sepioiden und Teuthoiden gründlich auseinandergesetzt. Von Boycott un Young stammen zahlreiche hervorragende Beiträge aus der neuesten Zeit, welch Struktur und Funktion des Zentralnervensystems aufklären. Diesen englische Forschern verdanken wir die Kenntnis von der funktionalen Hierarchie de Hirnzentren. Die sinnesphysiologischen Arbeiten von Wells und Well (1956-1959) an *Octopus vulgaris* und die vorzügliche biometrische Studie a 34 Cephalopodenarten des Mittelmeeres von Wirz (1959) sollen unsere grob Uebersicht abschliessen.

Die wenigen Untersuchungen der entsprechenden embryonalen Situatio stehen in keinem Verhältnis zu der Fülle von Arbeiten an Adultformen; sie sin immer im Rahmen der Beschreibung einer gesamten Embryogenese gefasst, s

ass heute noch immer eine detaillierte Darstellung der Ontogenese des innerhalb er Wirbellosen höchstentwickelten Gehirns fehlt. Lankester (1875), Bobretzky 877), Ussow (1881), Vialleton (1888), Korschelt und Heider (1890) sowie aussek (1900) sind die Autoren, welche sich zwar um diese Probleme verdient emacht haben; sie lassen indes nicht vergessen, dass es heute einer neuen, ründlicheren Bearbeitung bedarf. Die Teuthologie entbehrt nämlich schon inge exakter histogenetischer und topographischer Angaben, welche geeignet ären, manche Diskussion um Homologiefragen des Nervensystems zu beseitigen.

Wir setzen uns mit der Untersuchung der Grössenverhältnisse im Gehirn ischgeschlüpfter Tintenfische das Ziel, Ausmass und Ursachen allometrischen Vachstums festzustellen. Ausserdem werden wir versuchen, diese Ergebnisse im ichte der Phylogenese und der frühen postembryonalen Lebensweise der unter- uchten Arten zu betrachten.

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung und unter der Leitung von Ierrn Dr. P. Fioroni, Privatdozent an der Zoologischen Anstalt der Universität iasel. Für seine mannigfaltige Beratung bin ich meinem verehrten Lehrer herzlich ankbar. Ebenso bin ich Frau Dr. K. Mangold-Wirz, Maître de Recherche au '.N.R.S., für ihre hilfreiche Unterstützung verpflichtet. Schliesslich sei Herr rofessor P. Drach, Direktor des Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer (P.O., rance) für die gastfreundliche Aufnahme in seinem Institut meines herzlichsten)ankes versichert. Herr Dr. J. Messenger war so freundlich, das Manuskript urchzulesen.

II. MATERIAL UND METHODE

Das Material für die vorliegende Arbeit wurde in den Sommermonaten der ahre 1968 und 1969 in Banyuls-sur-Mer gesammelt. Der Laich von *Sepia fficinalis* stammt aus der Reuse eines Fischers von Canet. Die Gelege von *lloteuthis media* (herbier des Posidonies, Posidonienwiesen, ca. 20 m Tiefe), *oligo vulgaris* (vase côtière, Schlammgrund, ca. 70 m Tiefe), *Rossia* spec. (vase ôtière, auf Pinnaschale, ca. 80 m Tiefe), *Sepietta oweniana* (vase côtière, auf Iikrocosmos, ca. 80 m Tiefe) und *Sepiola* spec. (vase côtière, auf Aviculaschale, a. 70 m Tiefe; vermutlich *Sepiola affinis*) wurden in der Gegend von Banyuls – Argelès — Canet mit dem Schleppnetz eingeholt und im Aquarium aufgezogen.)ie Embryonen von *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Sepietta obscura* ntstammen Zuchttieren, die im Laboratoire Arago gehalten worden sind. Die iablage letzterer zwei Arten im Aquarium und das gute Gedeihen ihrer Embryo- ien stellen einen bisher nicht beschriebenen, glücklichen Einzelfall dar. Ich chulde meinem Freund Dr. S. v. Boletzky ebenso wie meiner Braut für das

grosszügige Überlassen dieses seltenen Materials sehr herzlichen Dank. Die von *Argonauta argo* untersuchten Embryonen schliesslich wurden 1964 von Dr. R. Martin in Neapel gefunden und seien ebenfalls herzlich verdankt.

An den mit Magnesiumchlorid betäubten Tieren wurden unter der Binokularlupe (Wild M-5) die dorsale Mantellänge und -breite ausgemessen. MANGOLD (1963) hat dazu bei Sepioiden und Teuthoiden die Strecke „dorsaler Mantelrand-Abdomenspitze" und bei Octopoden „dorsale Augenmitte-Abdomenspitze" benützt. FIORONI (1964) hat in einer vergleichend biometrischen Studie für alle drei Ordnungen aus verständlichen Gründen nur noch die eine Distanz gemessen (bis zur Augenmitte). Wir haben uns mit der Registrierung beider Längen wie auch der maximalen Mantelbreite Vergleichsmöglichkeiten offengelassen, (Tab. 1).

TABELLE 1

Mantelmasse der vier häufigsten Arten, gemessen an betäubten Schlüpfstadien.

	Mantelrand — Abdomenspitze dml	Augenmitte — Abdomenspitze dML	Mantelbreite dMB	
Octopus vulgaris	1.47 mm	1.84	1.17	(67 Individuen)
Eledone cirrosa	4.71	5.70	4.19	(45)
Sepia officinalis	7.77	9,56	6.60	(100)
Loligo vulgaris	2.89	3.73	2.02	(60)

Durch die einige Monate später vorgenommene zweite Messung an den fixierten Embryonen (Bouin, Susa) der vier häufigsten Arten konnten Schrumpfungsfaktoren ermittelt werden, die in einem späteren Kapitel mit quantitativen Sachverhalten des Zentralnervensystems in Zusammenhang gebracht werden sollen.

Das fixierte Material wurde über Alkohol-Methylbenzoat-Benzol in Paraplast (Brunswick Laboratories, St. Louis, Miss.), ein Gemisch von Paraffin (56—57°) und Plasticpolymeren, eingebettet und 7 oder 10 μ dick geschnitten. Die Präparate wurden grösstenteils mit Azan oder Hämalaun/Benzopurpurin gefärbt. Einige wurden einer Faserimprägnation nach Bodian unterzogen. Um die Vergleichbarkeit des Materials sicherzustellen, wurden die Fixierungs-, Entwässerungs- und Färbezeiten immer möglichst gleichgehalten. Von den meisten Arten konnten 5—7 Schnittserien von Schlüpfstadien für die cerebrale Volumenmessung verwendet werden; bei *Alloteuthis media* und *Argonauta argo* wiesen leider nur drei bzw. vier Exemplare, bei *Sepiola* spec. gar nur ein einziges den für eine volumetrische Untersuchung der Gehirnganglien notwendigen guten

räparationszustand auf. Von den zahlenmässig gut vertretenen Arten haben ir je 5 Individuen aus dem $\pm 5\%$ – igen Streuungsbereich der dorsalen Mantel-inge (dml) und je zwei Extremwerte ausgemessen.

Wir haben für die Volumenmessun-en die Methode der optischen Flächen-ntegration gewählt. Dieses Verfahren, – auch Punktzählmethode genannt —, t, wie die Entwicklung der Stereometrie n den letzten Jahren gezeigt hat (GAHM, 968), allen diesbezüglichen Analyse-erfahren überlegen, insbesondere der nit viel Mühe und Zeitaufwand zu andhabenden Planimetermethode. Die on uns photographisch hergestellte ntegrationsplatte (Abb. 1.) verfügt ber 64/400 Messpunkte und wurde in in Kompensokular K 10x (Wild) mit erstellabrer Augenlinse eingebaut.

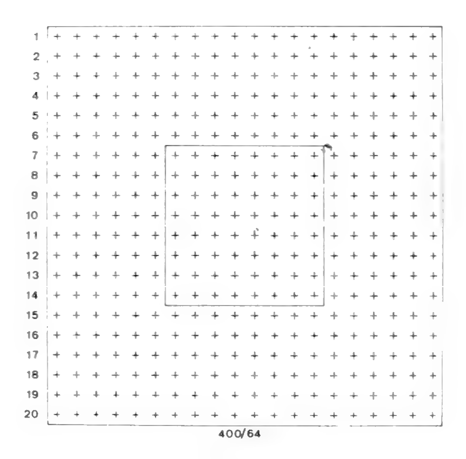


ABB. 1.
Integrationsplatte, 64/400 Messpunkte.



Da beim Punktzählverfahren jeder unkt für eine bestimmte Fläche steht, ann das Volumen (V_1) eines Schnittes nach folgender Formel errechnet werden:

$$V_1 = p_1 \cdot a_v^2 \cdot H$$

Das Volumen eines ganzen Ganglions (V) erhält man durch Summieren aller eilpunktzahlen (p_1—p_n) und Multiplikation derselben mit den gleichen Kons-anten; diese bedeuten:

a_v = Gitterkonstante, Punktabstand in μ bei einer bestimmten Vergrösserung,
$_v$ = mikroskopische Vergrösserung, 40, 100, 200, 400, 500, 1000 ×,
p_1 = ausgezählte Punktzahl einer Fläche,
p = Totalpunktzahl eines Körpers (p_1—p_n)
H = Schnittdicke in μ

In einem von Punkten überlagerten Feld werden alle gerade noch innerhalb essen Umrisse liegenden Punkte gezählt. Im statistischen Mittel eliminieren sich iejenigen Punkte gegenseitig, welche von innen wie von aussen knapp an die eldgrenze stossen. Je mehr Punkte eine Fläche überlagern, desto grösser wird ie Zahl der integrierten Teilflächen und desto genauer die Messung. In einem ergleich von 30 Probemessungen an je 6 Flächen, ausgeführt mit Planimeter

und Integrationsokular, ergaben Punktzahlen von 100 und mehr maximale Ab-weichungen des optischen Verfahrens zum mechanischen von ± 0.6%, bei nu ca. 70 Messpunkten aber bereits von 10%. Es wurde in der Folge darauf geachte bei Unterschreiten der empirischen Schwelle von 100 Punkten die nächststärker Vergrösserung zu wählen. Kommen deutlich mehr als 200 Punkte über eine Fläch zu liegen, so beschränkt man sich auf die ausserhalb gelegenen und subtrahie sie von 400.

Die Lösung des Problems, wieviele Schnitte eines Ganglions zu messen sind ist durch die Gitterkonstante a_v der aktuellen Vergrösserung gegeben; der Abstan von einer Messung zur nächsten muss in der Grössenordnung des aktuellen, de jeweiligen Vergrösserung entsprechenden Punktabstandes liegen, keinesfalls da er grösser sein. Ein Beispiel soll das Problem erläutern:

Bei einem optischen Ganglion von *Rossia* spec. wurden auf 28 Schnitten im Durch-schnitt 182 Punkte gezählt. Das Ganglion erstreckt sich über 140 Schnitte von 10 μ Dicke In der medialen, umfangreichsten Zone wurde mit der Gitterkonstante von 115.5 μ gemessen, (8 Schnitte), in den lateralen Teilen mit 45.5 μ, (20 Schnitte). Es hätte genüg im lateralen Bereich jeden 4. bis 5. Schnitt (40 bis 50 μ Abstand), im medialen gar nu jeden 11. bis 12. (110 bis 120 μ Abstand) auszumessen, um der Genauigkeit des Instru-mentes Genüge zu leisten. Tatsächlich wurde hier jedoch durchwegs jeder 5. Schnit gemessen.

Gesamthaft bietet diese optische Methode gegenüber der planimetrische zahlreiche Vorteile. Insbesondere erübrigt sich das Anfertigen genauer Zwischen-bilder auf photographischem Weg oder mit Projektionsspiegel. Eine nicht zu unterschätzende Fehlerquelle ist damit eliminiert, ganz zu schweigen von de enormen Zeitersparnis.

Die für eine topographische Übersicht des embryonalen Gehirns notwendige Rekonstruktionen wurden durch Projektion jedes zweiten (*Eledone cirrosa*) und jedes fünften (*Sepia officinalis*) Schnittes vollständiger Sagittalserien auf ein parallel zur Schnittebene liegende Zeichnungsebene entworfen. Der jeweils fol-gende Schnitt wurde dabei entlang einer perspektivischen Achse um einen kon-stanten Betrag (Schnittdicke × Vergrösserungsfaktor) vom vorherigen abgesetzt Mit der Schattierung der Aussenflächen hat sich eine gewisse Plastizität ergeben

Die Absicht, Proportionsverschiebungen zu beschreiben, führt uns in da Gebiet der Allometriemessung, welche eine heute vielgebrauchte Möglichkei der Darstellung von Wachstumsrelationen zwischen verschiedenen Organen ist Sie kommt dem verbreiteten Bedürfnis nach quantitativer Erfassung morpholo-gischer Situationen entgegen. Durch den in der einschlägigen Literatur nich einheitlichen Gebrauch des Begriffes „Allometrie“ sind wir genötigt, unsere im wesentlichen bei RÖHRS (1961) entlehnte Definition davon wiederzugeben:

Allometrie kann im statischen wie im dynamischen Sinne verwendet werden Im ersten Fall meint der Begriff Proportionsunterschiede eines Organsystems

wischen den Zeitpunkten H und H'. Ein zur Zeit H' überdimensioniertes Organ verglichen mit dem Zustand bei H) kann als allometrisch positiv entwickelt ngesprochen werden. Im zweiten, häufigeren Fall werden kontinuierliche Proportionsveränderungen über einen gewissen Zeitabschnitt erfasst. Diese entprechen sehr oft der eigentlichen Allometrieformel, welche auf SNELL (1891) urückgeht:

$$y = b \cdot x^{a}$$

vobei x und y der Grössenzunahme zweier Organsysteme entspricht, x zum Beispiel ler Zunahme des Körpervolumens und y des Hirnvolumens. Der Exponent a ist lie eigentliche Allometriekonstante; sie wird aus der logarithmischen Form der Gleichung errechnet, welche eine Regressionsgerade darstellt:

$$a = \frac{\log y - \log b}{\log x}$$

) ist die sog. Integrationskonstante. Sie steht für Faktoren, die das Körpervolumen ınd das Hirnvolumen in gleicher Weise beeinflussen. Ihr Wert kann bei $x = 0$ errechnet werden.

Wenn in einem Organsystem die Grössenzunahme eines Teils zu der eines ınderen in einem konstanten Verhältnis verläuft, so spricht man von einer „einfachen“ Allometrie. Nicht immer freilich verlaufen Wachstumskorrelationen inear; komplexe Allometrieverhältnisse können eintreten, sobald ein Entwickungsablauf Verzögerungen oder Beschleunigungen erfährt, wie wir das am Schluss der Arbeit im frühen Postembryonalstadium des Kalmars werden feststellen können, (p. 1114).

III. DIE STRUKTUR DES ZENTRALNERVENSYSTEMS FRISCHGESCHLÜPFTER CEPHALOPODEN

EINLEITUNG

Die Gehirne der Octopoden wie auch die der früher zu den Decapoden zusammengefassten, neuerdings als eigene Ordnungen taxierten Sepioiden und Teuthoiden, (MANGOLD und FIORONI, 1971), weisen unter sich eine erstaunliche Uniformität auf. Es erscheint uns daher statthaft, uns bei der anatomischen Beschreibung des Zentralnervensystems auf die gruppentypischen Merkmale der drei Ordnungen (Tab. 2.) zu beschränken.

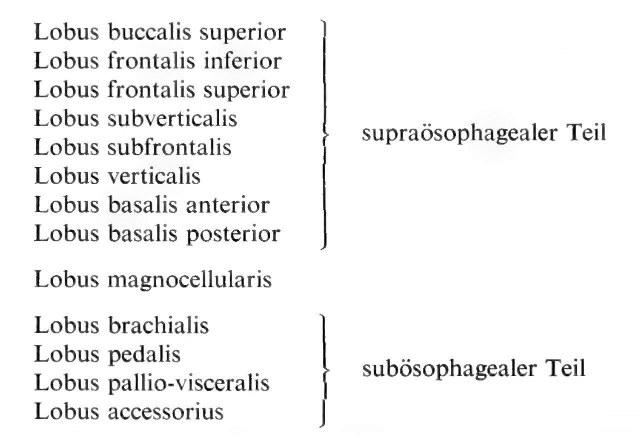
Das Zentralnervensystem gliedert sich in einen über und einen unter dem Oesophag gelegenen Ganglienkomplex. Die darin zusammengefassten Ganglien

TABELLE 2

Systematische Stellung der untersuchten Arten.

Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
Octopoda	*Incirrata*	*Octopodidae* *Argonautidae*	*Octopus vulgaris* *Eledone cirrosa* *Argonauta argo*
Sepioidea		*Sepiidae* *Sepiolidae*	*Sepia officinalis* *Rossia spec.* *Sepietta obscura* *Sepietta oweniana* *Sepiola spec.*
Teuthoidea	*Myopsida*	*Loliginidae*	*Alloteuthis media* *Loligo vulgaris*

werden inskünftig Lobi genannt; zu ihrer Kennzeichnung haben wir die alte Nomenklatur von DIETL (1878) verwendet, die auch WIRZ (1959) sowie BOYCOTT und YOUNG in zahlreichen Arbeiten beibehalten haben:



Lobus buccalis superior
Lobus frontalis inferior
Lobus frontalis superior
Lobus subverticalis
Lobus subfrontalis
Lobus verticalis
Lobus basalis anterior
Lobus basalis posterior
} supraösophagealer Teil

Lobus magnocellularis

Lobus brachialis
Lobus pedalis
Lobus pallio-visceralis
Lobus accessorius
} subösophagealer Teil

THORE (1939) hatte demgegenüber einige Gehirnabschnitte umbenannt: Lobus centralis (Lobus basalis anterior), Lobus occipitalis (Lobus basalis posterior) und Lobus lateralis (Lobus pedalis) schienen ihm für seinen Situationsplan des Gehirns adäquatere Namen zu sein. Die neuere Literatur hat THORE's Nomenklatur nicht übernommen, obwohl seine vorzüglichen Untersuchungen, abgesehen von einigen Homologiefragen, allgemeine Anerkennung fanden. Er glaubte,

beweisen zu können, dass der Lobus frontalis inferior der Zehnarmigen in der Tat der pars posterior des Lobus buccalis superior der Octopoden homolog sei, und ersterer demnach bei zehnarmigen Formen gar nicht existiere. Die relative Dezentralisation des Gehirns von Sepioiden und Teuthoiden war für den schwedischen Forscher nicht ein gegenüber den Octopoden primärer phylogenetischer Sachverhalt, sondern eine sekundäre Folge von Platzmangel wegen der enormen Vergrösserung der optischen Ganglien. Diese Ansicht konnte indessen im weiteren Verlauf der Diskussion nicht Fuss fassen. Das Problem ist aber noch weit von einer Lösung entfernt, vor allem deshalb, weil bis heute ausführliche Ontogenesestudien fehlen.

Wir haben uns die ausführliche Studie THORE's zum Verständnis der Anatomie dienstbar gemacht und daraus den Begriff der „pons" für eine intracerebrale Medullarverbindung entlehnt. Bei histologischen Abgrenzungen innerhalb des Gehirns haben wir uns an die Vorarbeiten von BOYCOTT und YOUNG gehalten.

Wenn wir von Schlüpfstadium sprechen, so meinen wir ein Tier, das sich soeben der Eihülle entledigt hat. Die Bezeichnung „Stadium", welche eigentlich einen Zeitabschnitt bedeutet, ist nur insofern gerechtfertigt, als der Schlüpfmoment innerhalb einer Art tatsächlich in geringem Mass zeitlich variabel ist. Von „Adulttieren" dürfen wir streng genommen gar nicht reden, weil Cephalopoden nicht wie homoiotherme Formen zu einer endgültigen Grösse heranwachsen, sondern zeitlebens einem stetigen Wachstum unterliegen. Es seien deshalb immer geschlechtsreife Tiere gemeint.

DAS NERVENSYSTEM FRISCHGESCHLÜPFTER OCTOPODEN

Alle wesentlichen strukturellen Merkmale des Gehirns eines adulten Octopoden sind beim frischgeschlüpften Tier bereits gut ausgebildet (Abb. 2+5). Nicht nur sind schon sämtliche Gehirnnerven vorhanden, sondern auch die gewebliche Differenzierung der mannigfaltigen Neuronentypen ist weit fortgeschritten. Wird das Adulttier in der Medianen vom Oesophag, dem Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen, den Nn. stomatogastrici und einigen Blutgefässen durchzogen, so kommt bei der Larve noch ein von Fall zu Fall recht massiver Dottergang (Verbindung zwischen äusserem und innerem Dottersack) dazu, der den supraösophagealen Komplex (das eigentliche Cerebralganglion) vom subösophagealen klar trennt. Die Verbindung dieser beiden Hirnhälften wird durch verschiedene Konnektive und Brücken bewerkstelligt, so dass sämtliche Unterschlundloben mit dem Cerebralganglion in direktem Kontakt stehen. Der Lobus magno-

cellularis stellt als brückenartige Formation (Pons Lobi basalis posterioris-pedalis die breiteste Verbindung zwischen Cerebralganglion und Pedallobus dar Gleichzeitig verbindet er diesen mit dem Lobus pallio-visceralis. Obscho Octopoden, die mehrheitlich am Grunde kriechen und nicht annähernd da Schwimmvermögen vieler Decapoden erreichen (ZUEV, 1966), über kein Riesen

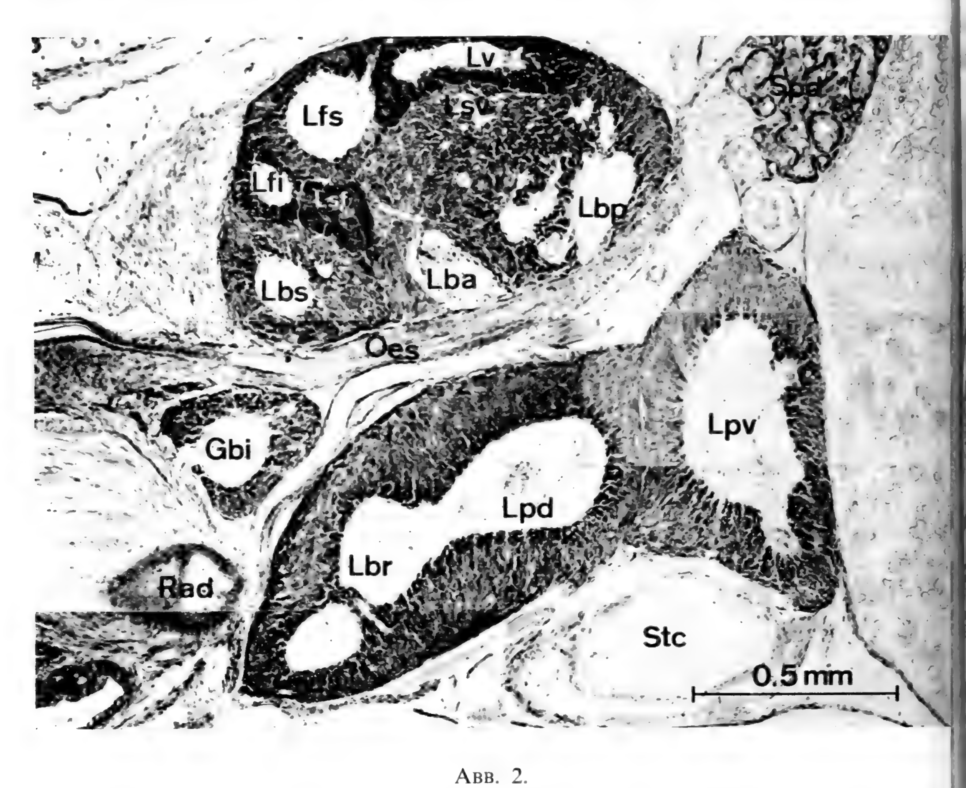


ABB. 2.

Sagittalschnitt durch das Gehirn einer frischgeschlüpften *Eledone cirrosa*.

fasersystem verfügen, ist ihr Lobus magnocellularis wohl ausgebildet. Er erreicht indessen nur etwas mehr als die Hälfte des Volumens der Zehnarmiger (WIRZ, 1959), deren viele ein solches System aufweisen. Der Anteil an Faserr gegenüber den zellulären Zonen ist im ganzen Gehirn und in den peripherer Ganglien bei Adulttieren deutlich grösser als bei Schlüpfstadien. Diese Tatsache kann indessen erst dann richtig interpretiert werden, wenn Anzahl und Grösse der Neuronen einzelner Ganglien bekannt sind, wie das für adulte *Octopus vulgaris* schon der Fall ist (YOUNG, 1963).

Ueber proportionale Unterschiede zwischen den Gehirnen adulter und frischgeschlüpfter Tiere geben spätere Kapitel Auskunft.

DAS NERVENSYSTEM FRISCHGESCHLÜPFTER SEPIOIDEN UND TEUTHOIDEN

Die geringere Zentralisation des Ganglienkomplexes dieser beiden Ordnungen ‚t auch bei eben geschlüpften Exemplaren offensichtlich, (Abb. 3, 4). Die drei ıbösophagealen Loben sind deutlich voneinander getrennt. Der bei Octopoden

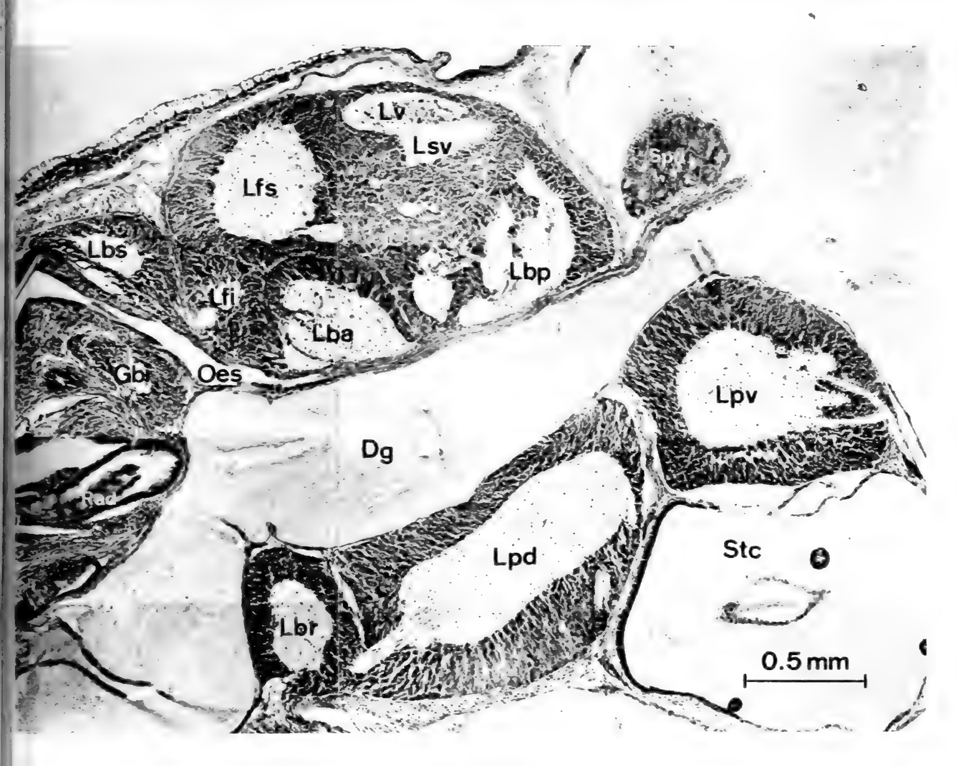


ABB. 3.

Sagittalschnitt durch das Gehirn einer frischgeschlüpften *Sepia officinalis.*

m Cerebralganglion gelegene Lobus buccalis superior ist klar nach vorne bgesetzt, (Abb. 6). Ein weiterer Lobus der Octopoden fehlt hier ganz, der Lobus ubfrontalis oder das „accessorische Marklager", (DIETL, 1878). Die Bezeichnung ubfrontalis stammt von THORE (1939) und wurde als topographisch exakter Begriff in der neueren Literatur dem ursprünglichen Namen vorgezogen. Der Lobus verticalis ist bei unseren zehnarmigen Vertretern einheitlich, während er bei Octopoden in 5 Längsgyri aufgeteilt ist. Was das Riesenfasersystem betrifft, kann die Feststellung von THORE (1939), wonach Sepioliden über keine Riesen-

zellen verfügen, für die untersuchten Schlüpfstadien dieser Familie bestätig werden. Alle Hirnnerven und peripheren Ganglien sind im Schlüpfmoment be diesen zwei Ordnungen vorhanden. Das Riesenfasersystem ist bei den beide Loliginiden und bei *Sepia officinalis* schon vollständig angelegt. Die geweblich

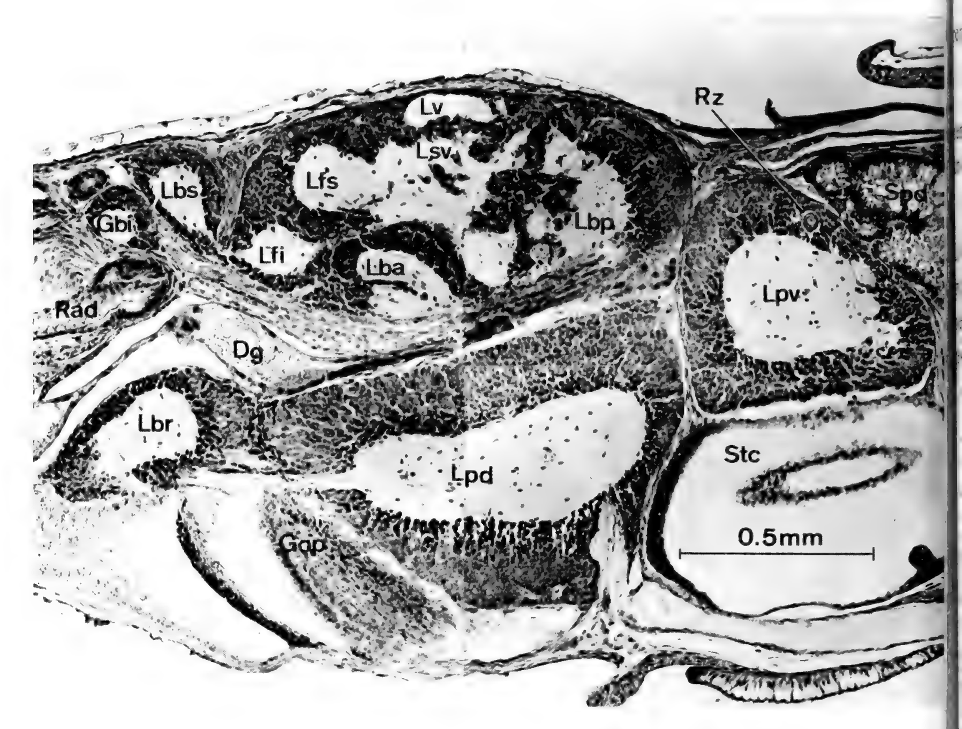


ABB. 4.
Sagittalschnitt durch das Gehirn eines frischgeschlüpften Kalmars, *Loligo vulgaris.*

Zelldifferenzierung im Gehirn ist bei den zur Untersuchung gelangten Sepioider zumal bei *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., entsprechend ihrem schon adult nahen generellen Schlüpfzustand weiter vorgerückt als bei den zwei teuthoide Vertretern.

IV. DIE FUNKTIONALE GLIEDERUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

Kaum ein Nervensystem wurde in Bezug auf seine Funktion je so gründlic untersucht wie das der Cephalopoden. Durch Elektrostimulation und partiell Läsionen konnte die englische Schule um BOYCOTT und YOUNG sowie WELL

nd WELLS detaillierte Angaben über dessen Physiologie machen. Wir wollen diese ier zusammenfassend wiedergeben, bilden sie doch den Hintergrund unserer Betrachtungen in den noch folgenden Kapiteln. Nur in Kenntnis der wichtigsten Hirnfunktionen ist es sinnvoll, quantitative Analysen vorzunehmen.

Es werden im Nervensystem fünf Funktionsbereiche unterschieden, ein peripherer (1) und vier zentrale (2—5):

1) *Niedere motorische Zentren.* Viele Reflexzentren sind nicht im Zentralnervensystem lokalisiert, sondern in peripheren Strukturen wie den Armnerven und dem Stellarganglion, (GRAY, 1960).

2) *Intermediäre motorische Zentren.* Diese werden von den subösophagealen Loben repräsentiert. Die zugehörigen Neurone sind gross. Der Durchmesser der grössten Zellen dieser Zentren beträgt beim adulten *Octopus vulgaris* im Mittel mehr als 15 μ, (YOUNG, 1962). Entsprechende Messungen an unseren frischgeschlüpften Tieren haben zu folgenden Werten geführt:

Argonauta argo	6— 8 μ
Eledone cirrosa	8—10
Octopus vulgaris	6— 8
Rossia spec.	15—18
Sepia off.	20—25 [1]
Alloteuthis media	6— 8 [1]

[1] Hier sind die noch grösseren Riesenneurone ausgenommen.

Der Lobus pallio-visceralis kontrolliert Mantel und Visceralkomplex, der Lobus pedalis den Trichter und die Augenmuskulatur, und schliesslich werden die Arme vom Brachial- und Pedallobus motorisch innerviert. Die Stimulation der intermediären motorischen Zentren wird von *Octopus vulgaris* mit einer ganzen Reihe von unkoordinierten Bewegungen beantwortet. Man kann auf diese Weise gewissermassen ein Inventar von Bewegungselementen der entsprechenden Effektoren aufnehmen. Ein *Octopus*, dessen Gehirn bis auf die subösophagealen Teile lädiert wird, bleibt reglos am Grunde liegen, lediglich die Visceralfunktionen bleiben intakt. Bei *Sepia officinalis* tritt im selben Fall ein erstaunliches Verhalten zutage; sie bleibt koordiniert und unaufhörlich aktiv. Hier sind folglich die isolierten intermediären Zentren imstande, eine sinnvoll ablaufende Motorik aufrechtzuerhalten. Die relative Autonomie dieser Zentren kann nach WIRZ (1959) einem weniger hohen Grad der Cerebralisation entsprechen.

3) Die *höheren motorischen Zentren* sind in den Lobi basales anterior und posterior lokalisiert. Ihre Neuronen sind kleiner als die primären motorischen, zu denen sie ihre Axone senden. Die Mehrzahl der afferenten Fasern stammt aus

den optischen Ganglien, viele aber auch aus den anderen supraösophageale
Loben. Durch Stimulation wurde im vorderen Basallobus ein Zentrum der Kopf
und Armbewegung, im medialen hinteren eines für Trichter und Mantel und i

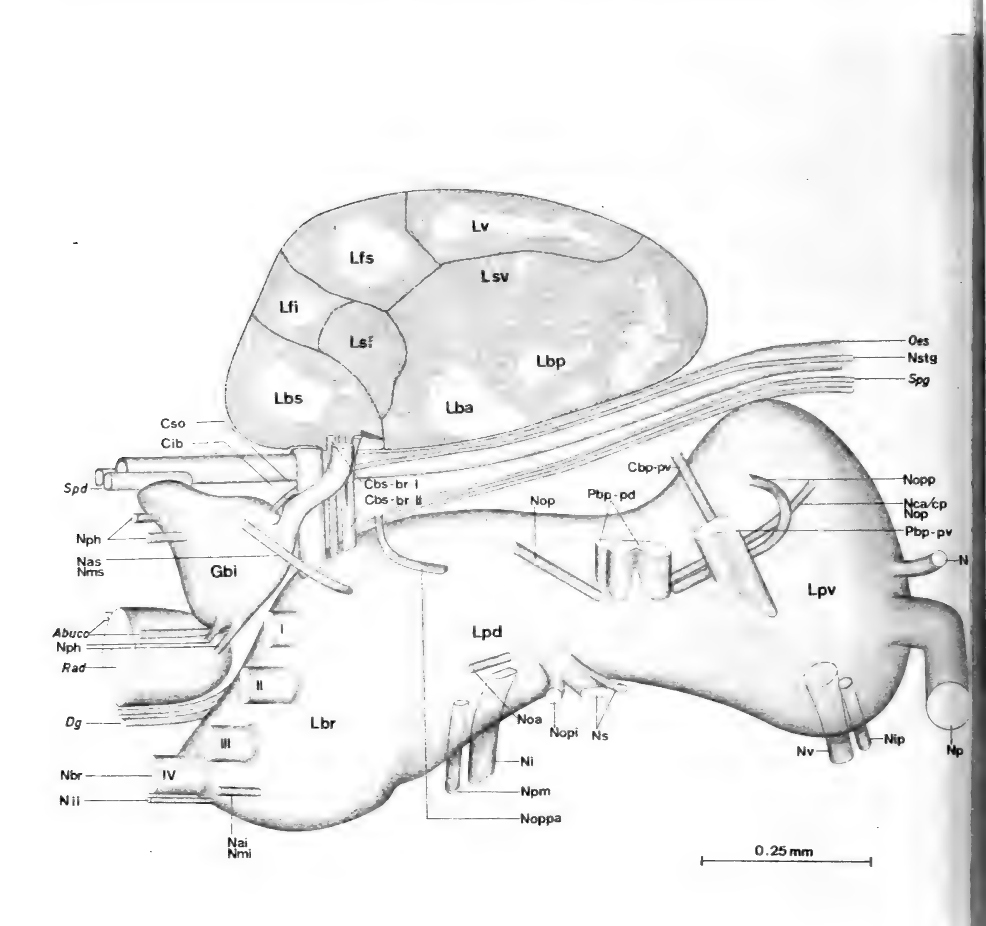


ABB. 5.
Rekonstruktion der Unterschlundganglien einer frischgeschlüpften *Eledone cirrosa*;
Cerebralganglion im medianen Schnitt, schematisch.

dessen lateralem Teil eines für die Chromatophorenaktivität gefunden. Die de
elektrischen Reizung folgenden Bewegungsabläufe sind denjenigen von Angrif
und Abwenden beim Beutefang ähnlich, und es liegt nach Ansicht der engli
schen Autoren nahe, anzunehmen, dass ein relativ einfacher Reiz, wie ihn de
elektrische Schock darstellen mag, im Basallobus genügt, um kompliziert
Verhaltensmuster auszulösen.

Bei Läsion dieser Abschnitte wird ein umfangreiches Fehlverhalten offenbar. ie unilaterale Verletzung führt bei gleichzeitiger Operation der Augenganglien azu, dass das Tier unablässig im Kreise herum kriecht oder schwimmt. Werden

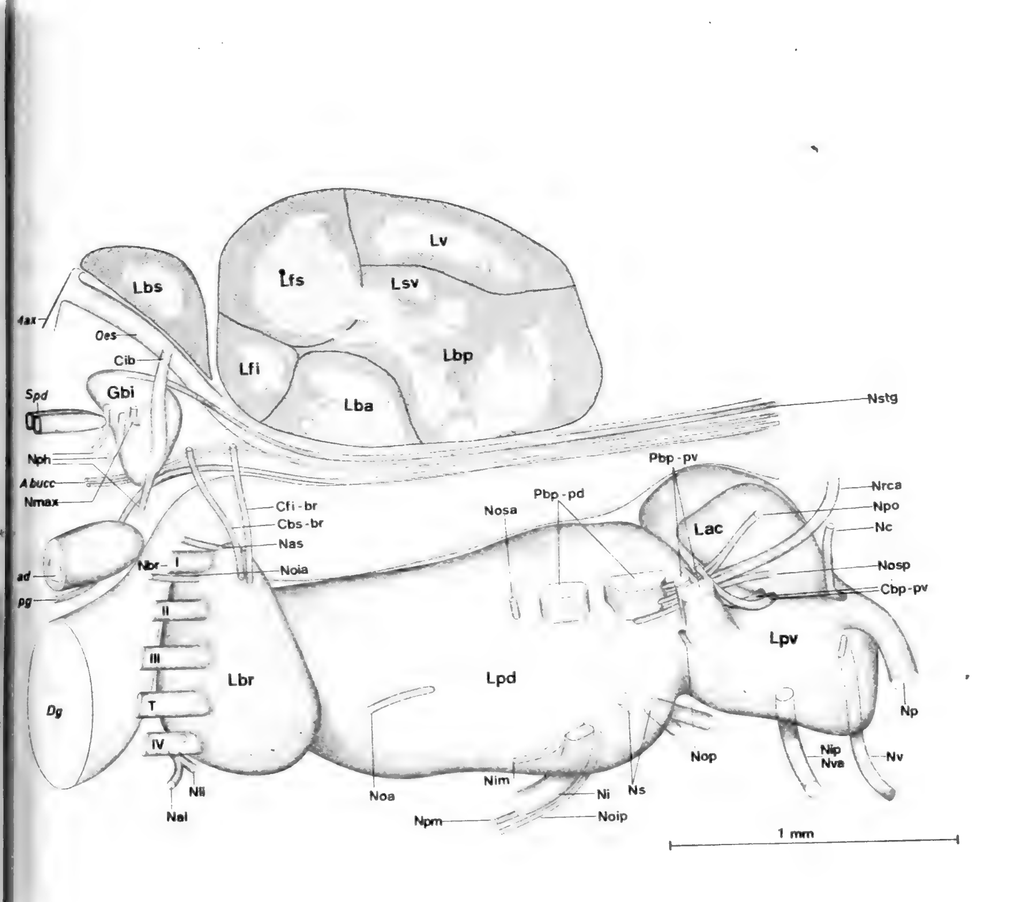


ABB. 6.
Rekonstruktion der Unterschlundganglien einer frischgeschlüpften *Sepia officinalis*; Cerebralganglion im medianen Schnitt, schematisch.

lagegen nur die optischen Ganglien lädiert, so regt sich das Tier überhaupt icht mehr, was bedeutet, dass die beiden Hälften der Basalloben sich in ihrer Virkung gegenseitig hemmen. Die höheren motorischen Zentren spielen bei *)ctopus vulgaris* und *Sepia officinalis* nicht die gleiche Rolle; während sie bei lieser lediglich als Inhibitor der relativ autonomen primären Motorikzentren ungieren, so sind sie bei jenem selbst für die Antworten auf äussere Reize besorgt, vie oben erwähnt ein Zeichen höherer Cerebralisation.

4) Die *primären Sinneszentren* sind der Funktionsbereich der Rezeption, de Gruppierung, der selektiven Weiterleitung und zum Teil sogar der Speicherun (optische Ganglien) von Information. Chemische und taktile Reize werden vo allem durch die Saugnäpfe und die Schlundpartie aufgenommen. Von den Lippe treten Fasern zum Buccallobus und treffen in dessen hinterer Partie auf solch des Brachiallobus, welche chemische und taktile Information von den Saugnäpfe heranführen. Einige dieser letzteren wurzeln bereits in einem analytischen Zentrur des Brachiallobus. Viele sensible Bahnen enden freilich erst im Lobus buccali superior und Lobus frontalis inferior, welche zusammen mit dem Lobus sub frontalis die wichtigsten Zentren für diese Rezeptoren darstellen.

Die bei vielen Formen mächtigen optischen Ganglien sind durch mannigfach Faserverbindungen mit fast allen supraösophagealen Loben (ausgenommen de Vertical-, den Buccal- und den Subfrontallobus), sowie dem Lobus magnocellular und dem Lobus brachialis verbunden. Dazu kommen noch die Bahnen zur entsprechenden Rezeptor, der Retina. In den optischen Ganglien sind die Struk turen zu suchen, welche visuelle Information verarbeiten und speichern. Da bewerkstelligen sie aber nur zusammen mit dem anschliessend noch zu bespre chenden Verticalissystem einwandfrei.

5) *Höhere Integrationszentren.* Die Lobi verticalis, subverticalis, frontal superior und subfrontalis (nur bei Octopoden) bilden zusammen das von Boycot und Young so geheissene *vertical lobe system.* Dieses Verticalissystem ist Sit sehr komplexer und in vielen Einzelheiten noch nicht durchschauter Integration funktionen. Der Lobus verticalis und der Lobus subfrontalis haben keine direkte Verbindungen zu den primären motorischen Zentren, auch zeichnen sie sich vo allen anderen durch einen eigenartigen Zelltyp aus. Sie enthalten nämlich zah reiche kleine Unipolaren, deren Durchmesser beim adulten *Octopus vulgaris* ni mehr als etwa 5 μ beträgt, (Young, 1963). Bei einigen unserer Arten ergebe die gleichen Messungen frischgeschlüpfter Tiere folgende Werte:

Argonauta argo	4 μ
Eledone cirrosa	5
Octopus vulgaris	4
Sepia officinalis	6—8
Alloteuthis media	5

Diese Amakrinen oder Globulizellen (Hanström, 1928) lassen sich m basischen Farbstoffen viel intensiver anfärben als etwa Motoneuronen.

Die afferenten Bahnen des Verticalissystems stammen aus dem Tractu opticus, dem Brachiallobus und der Buccalregion. Die optischen Fasern gelange vorerst zum lateralen Teil des Lobus frontalis superior, wo sie mit solchen de unteren Frontallobus (und vermutlich anderer chemotaktiler Zentren) zusammen treffen. Viele dieser nun vereinigten Fasern gelangen in den medialen Teil un

ɔn dort in den Verticallobus. Die davon ausgehenden Axone andererseits lassen ch in drei Gruppen zusammenfassen: Eine erste verlässt den Lappen gar nicht, ne grosse zweite zieht zum Lobus subverticalis I und eine dritte endlich verlässt ihn Richtung des oberen Frontallobus. Der subverticalis I erhält somit die Mehrheit er Lobus verticalis-Fasern, sämtliche Fasern aus der Lateralpartie des Lobus ontalis superior und — durch ein Brachio-cerebralkonnektiv — einige wenige rachialisfasern. Der Grossteil seiner efferenten Bahnen gelangt in die optischen anglien, die deshalb den wichtigsten Bestimmungsort der Fasern des Vertica-ssystems darstellen.

Die klassischen Versuche der englischen Schule haben die aussergewöhnlich omplexe Funktionsweise dieses höchsten Integrationsbereiches erhellt. Sie haben n wesentlichen ergeben, dass das Verticalissystem bei *Octopus vulgaris* Träger weier in hohem Masse voneinander unabhängiger Lernmechanismen ist. blationsversuche in diesem Bereich zeitigen keine offenkundige Wirkung. Erst ei genauer Analyse von gelernten spezifischen Verhaltensweisen werden Fehl-istungen sichtbar, die auf ein Nachlassen des Gedächtnisvermögens hinweisen. bensowenig ist durch Elektrostimulation ein peripherer Effekt zu erzielen.

Die optischen Ganglien, der obere Frontallobus und der Verticallobus ellen zusammen das visuelle System dar, der untere Frontal-, der Subfrontal-nd wiederum der vertikale Lobus das taktile System. Durch die Läsion des nen wird das andere System nicht beeinträchtigt, mit Ausnahme einer Verletzung es Verticallobus, die beide Gedächtnisprozesse verlangsamt. Die optischen anglien sind das funktionale Aequivalent zum gesamten taktilen Komplex obus frontalis inferior, Lobus subfrontalis und Armnerven). Beide sind Gedächt-isspeicher und vom Lobus frontalis superior und dem Verticallobus überlagert. iese haben in bezug auf beide Speicher verstärkende und integrierende Wirkung. ie Tatsache, dass ihre Läsion das taktile und das optische Gedächtnis nur ilweise eliminiert, hat zur Entdeckung von „Ersatzgedächtnissen" im optischen nd subfrontalen Lobus geführt.

V. DIE QUANTITATIVEN VERHÄLTNISSE IM NERVENSYSTEM FRISCHGESCHLÜPFTER CEPHALOPODEN

Einleitung

Wenn wir aufgrund volumetrischer Untersuchungen über den Grad cerebraler unktion befinden, so müssen wir uns vor Augen halten, dass damit der grösseren nzahl Neurone oder Fasern stillschweigend auch die umfangreichere Funktion npliziert wird. Es ist freilich berechtigt, gerade im Lichte der Ablationsexperimente

von Boycott und Young eine Beziehung zwischen Grösse und Funktionsgra anzunehmen.

Die intracerebralen Volumenverhältnisse sind Indizien für die systematisch Stellung der Art, aber auch für ihre spezifische Lebensweise. Wirz hat 1959 unte Berücksichtigung beider Komponenten, der phylogenetischen wie der ökolo gischen, die systematische Klassierung vieler rezenter Cephalopoden erhärtet

Im Schlüpfstadium überwiegt die erste Komponente als konstituierende Faktor sicher die zweite, denn das einheitliche embryonale Milieu erfordert noc relativ wenig Anpassung. Es ist aber ein Irrtum, anzunehmen, wir hätten es beir Gehirn eines frischgeschlüpften Individuums mit einer ausschliesslich phylc genetisch bedingten Situation zu tun, frei von Umweltbeeinflussung. Die Anpassun an die Umwelt kann im Laufe der Stammesgeschichte genetisch festgelegt werde und beeinflusst auf diesem Wege den embryonalen Phänotypus lange bevor e den spezifischen Milieubedingungen ausgesetzt wird. Es wäre deshalb seh problematisch und würde Grundfragen der Biologie berühren, wenn wir bei de Betrachtung eines embryonalen Gehirns die konstituierenden Faktoren „Stammes geschichte" und „Umwelt" klar zu trennen versuchten.

Wir werden fortan die Ergebnisse der Arbeiten von Wirz (1959) un Mangold (1963) im Auge behalten und mehrfach Vergleiche anstellen zwische den darin gefundenen Adultwerten und unseren frischgeschlüpften Arten. Wir hat erkannt, dass das intracerebrale allometrische Wachstum der einzelnen Lobe einige Monate nach dem Schlüpfen abgeschlossen ist und damit die endgültige relativen Grössenverhältnisse erreicht sind. Die Gesetzmässigkeiten des post juvenilen (und lebenslang anhaltenden) Wachstums hat Teissier (1933) festgehalter Er hat bei einigen zehnarmigen Arten gefunden, dass die Zunahme des Gehirn durchmessers gemessen an der Zunahme der dorsalen Mantellänge einer Poten von 0.48 bei *Sepia officinalis* bis 0.70 bei *Loligo vulgaris* folgt (vgl. p. 1113).

Wir werden nun in der quantitativen Analyse die einzelnen Gehirnloben un die wichtigsten peripheren Ganglien betrachten, nicht ohne zuvor noch darau hinzuweisen, dass es bei Adulttieren wegen des kontinuierlichen Wachstum nicht sinnvoll ist, Mittelwerte irgendwelcher absoluter Körpermasse zu errechnen Für Schlüpfstadien ist es zulässig, zur Ermittlung der relativen Volumina abe nicht notwendig.

1. Die Buccalganglien, das Subradularganglion

Von den beiden Buccalganglien wird nur der Lobus buccalis superior der Octopoder als zum Gehirn gehörig bezeichnet, weshalb Wirz von einer Messung des unterer Buccallappens überhaupt und des oberen bei Sepioiden und Teuthoiden abgesehen hat. Zahlreiche Nerven der Buccalregion wurzeln in den beiden Zentren, (Abb. 5 und 6) Sie gehören wie das Subradularganglion auch der intermediär motorischen Funktions ebene an.

Bei unseren drei Octopoden ist der obere Buccallobus durchwegs relativ rösser als der entsprechende Adultwert, (Abb. 7). Es wäre interessant, anhand von ιdultmaterial zu erfahren, ob den im allgemeinen bedeutend stärker entwickelten Liefern (MANGOLD und FIORONI, 1966) der decapoden Formen — insbesondere der 'amilie der Sepioliden — auch entsprechend grössere Zentren zukommen. Die urchwegs geringere Ausbildung der Buccal- und Subradularganglien (Tab. 5)

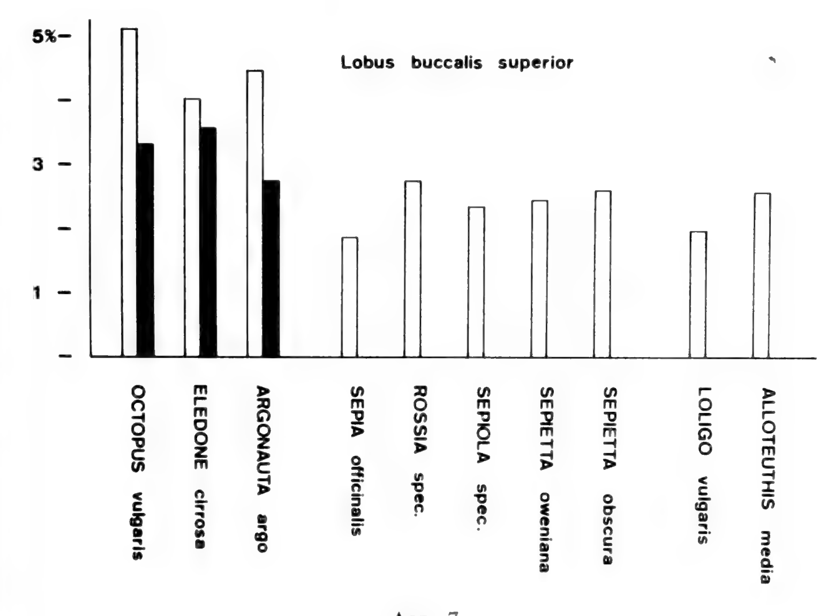


ABB. 7.

Volumenprozente des Lbs, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

ei Sepioiden und Teuthoiden lässt eigentlich das Gegenteil erwarten. Das paarige ubradularganglion ist bei allen untersuchten Arten vorhanden, bei Sepioliden ber derart klein, dass wir es nicht messen konnten. Es zeigt im übrigen die 'endenz der Buccalganglien noch ausgeprägter, indem es bei *Sepia officinalis* nd *Loligo vulgaris* sehr viel kleiner ist als bei *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa.*

2. DER LOBUS BRACHIALIS

Der Lobus brachialis stellt zusammen mit den Armnerven, welche Medullar- truktur aufweisen, das wichtigste Motorikzentrum der Arme dar. Er ist eine Neubildung er *Coleoidea*, die im Zusammenhang der Ausdifferenzierung eines hochfunktionellen ιrmapparates steht. Er geht bei *Loligo vulgaris* aus einer eigenen, vor derjenigen des 'edallobus gelegenen Anlage hervor (MEISTER, i. V.). Für die benthischen Octopoden,

welche vornehmlich ein Kriechdasein führen, sind die Arme nicht nur ein ebenso wichtige Bewegungsapparat wie der Trichter, sie spielen auch als Träger chemotaktiler Sinnes organe in der Umweltorientierung eine bedeutende Rolle. STEINACH (1901) spricht der Armen von *Octopus* sogar die Fähigkeit optischer Wahrnehmung zu, wenn er sagt, dass sie — von den Augen isoliert — auf Lichtreize reagieren können. Jedenfalls sind die Arme im Leben benthischer Octopoden von grösserer Wichtigkeit als für pelagische Formen.

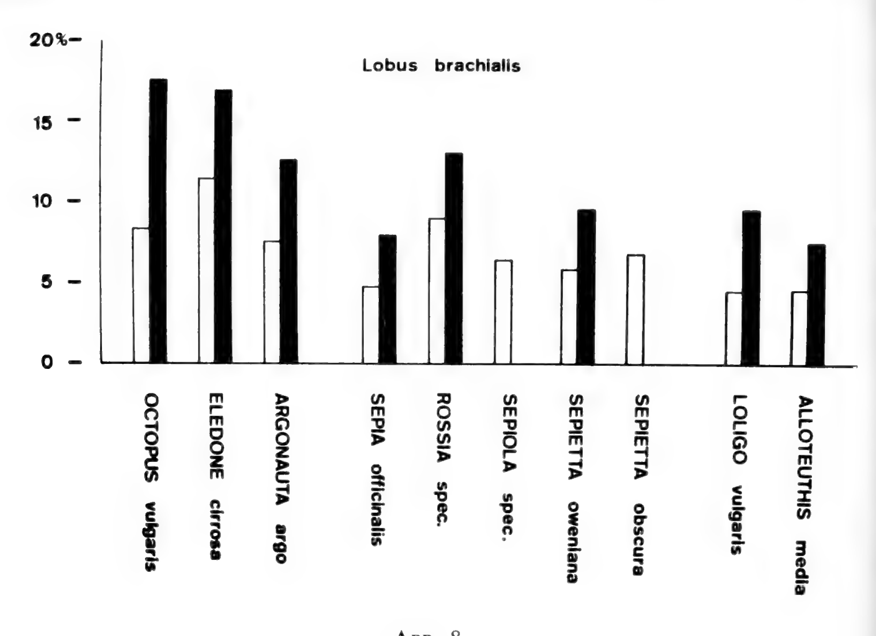


ABB. 8.

Volumenprozente des Lbr, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

Es zeigt nun bei allen unseren Arten, dass im Moment des Schlüpfens der Brachiallobus zum Teil erheblich hinter den Adultwerten zurückbleibt (Abb. 8).

Die Skala reicht von ungefähr 47% *(Loligo vulgaris)* bis 68% (*Rossia* spec.) Anteil am Adultvolumen. Das erstaunt nicht bei den als ausgesprochene Larven schlüpfenden Formen, die noch mehr oder weniger lange ein planktontisch schwimmendes Dasein fristen, von ihrem inneren Dottersack leben und die Arme weder für Beutefang noch zur Fortbewegung benötigen. Es bedarf aber bei adultähnlich schlüpfenden Species wie *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. einer näheren Abklärung, zumal diese ihre Arme schon durchaus in der Manier adulter Tiere gebrauchen. Frisch dem Ei entschlüpfte Exemplare von *Sepia officinalis* graben sich geschickt in dem mittels Trichter und Armen aufgewirbelten Sand ein und jagen von allem Anfang an meisterhaft nach *Mysis*; es handelt sich hier nicht um typische Larven, sondern um adultähnliche, voll funktionsfähige Jungtiere

Koordinierte Armbewegung verlangt mehr als bloss reflexartige motorische Aktivität des Brachiallappens. Unter dem Gesichtspunkt, dass die Motorik des Armapparates ebensosehr von dem schon gut entwickelten Pedallobus (p. 1090) wie vom Brachiallobus geleistet wird, ist das schon adultähnliche Verhalten von *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. verständlich.

Da das Armganglion in der Phylogenie der Cephalopoden eine Neubildung ist, kann die generell geringe Ausbildung dieses Zentrums im Schlüpfmoment im Sinne der Rekapitulation dieses stammesgeschichtlich jungen (coleoidentypischen) Merkmals aufgefasst werden.

Der Vergleich der Brachialloben von *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa* zeigt letztere in einem schon viel adultnäheren Zustand. Das entspricht durchaus der Vermutung von Fioroni (1964), dass *Octopus vulgaris* als primitivere Larve schlüpft und ein wesentlich längeres planktontisches Leben führt als *Eledone cirrosa*.

Die Sonderstellung von *Rossia* spec. innerhalb der Sepioliden ist schon im Schlüpfstadium offensichtlich. Sie weist den deutlich grössten Lobus brachialis ihrer Familie auf, 8.87 % (des Hirnvolumens) gegenüber 5.78—6.65 % der anderen Vertreter. Nach Erlangen der Geschlechtsreife wird sie darin als einzige bekannte Gattung der Sepioidea die Grössenordnung der pelagischen Octopoden erreichen.

3. Der Lobus pedalis

Der Lobus pedalis kann bei geschlechtsreifen Tieren in 5 Abschnitte gegliedert werden, (Boycott, 1961):

Lobus anterior
Lobus posterior
Lobus lateralis
Lobus infundibuli
Lobus chromatophoricus

Die Mehrheit aller Gehirnnerven gehört ihm an, (Abb. 5 und 6). Er enthält Zentren der Kopf- und Augenbewegung, des Trichters, der Chromatophoren, der Arme sowie vieler statischer Bahnen. Wirz hat 1959 einen für alle untersuchten Arten mehr oder weniger gleichbleibenden Volumenanteil des Pedallobus am Gesamthirn gefunden. Sie hat das mit der mannigfaltigen Funktion dieses Zentrums in Zusammenhang gebracht.

Die für eine genaue Abgrenzung der einzelnen Pedalisabschnitte noch mangelhafte gewebliche Differenzierung hat uns gezwungen, den Pedallappen als Ganzes zu messen und den als Pons basalis posterioris-pedalis zum Cerebralganglion führenden Lobus magnocellularis miteinzubeziehen.

Der Pedallobus der Octopoden wächst bis zum Schlüpfen hin im Vergleich mit den Adultproportionen negativ allometrisch, derjenige der Sepioiden und Teuthoiden dagegen positiv, (Abb. 9).

Von einer Interpretation dieser Tatsache müssen wir angesichts der vie fältigen Strukturen und Funktionen des Pedallobus einstweilen absehen, b uns Juvenilstadien zur näheren Abklärung zugänglich sind.

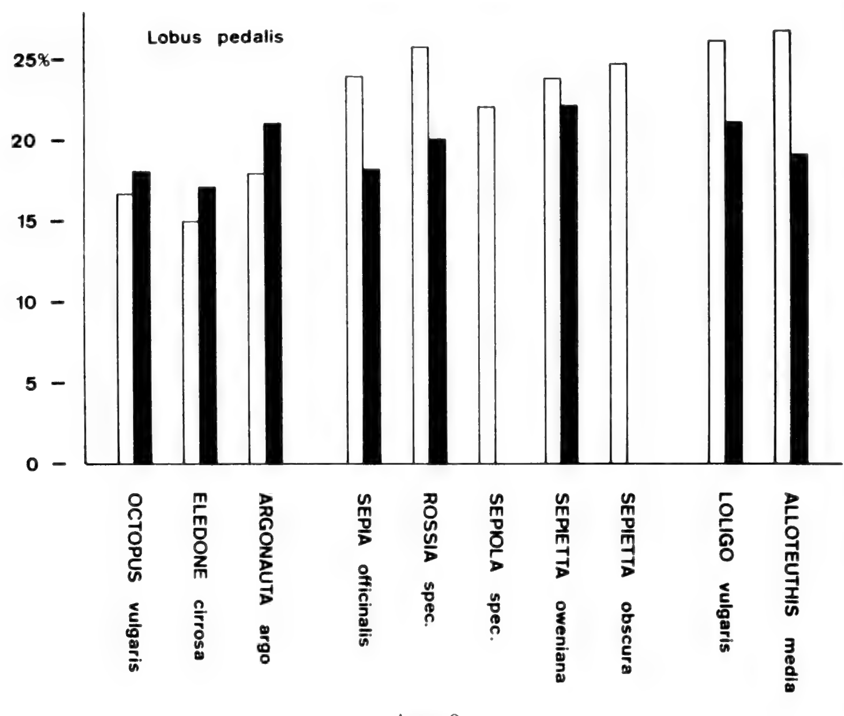


Abb. 9.

Volumenprozente des Lpd, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

4. Der Lobus pallio-visceralis

Dieser Lobus ist Träger elementarer Visceralfunktionen und kontrolliert die Akt vität des Mantels und zusammen mit dem Lobus infundibuli anterior die des Trichter So sind die Atmung und das Schwimmen mit der rhythmischen Tätigkeit dieser beide Organe in gleicher Weise verknüpft. Der dem Palliovisceralllobus paarig aufsitzend Lobus accessorius (Thore, 1939) enthält Zentren der Chromatophorenaktivität un steuert bei decapoden Formen die Flossenbewegung.

Der Lobus accessorius hebt sich, zumal bei Octopoden, nur wenig distinkt vo jenem ab, so dass wir genötigt waren, beide zusammen auszumessen. Bei den Sepiolide äusserlich recht gut erkenntlich, ist er dennoch im Innern nicht ohne weiteres in seine ganzen Umfang auszumachen.

Im Schlüpfstadium ist die Allometrie des Lobus pallioviscerallis bei Octo poden positiv, bei Teuthoiden und Sepioiden negativ, (Abb. 10). Ein Grun

dazu kann möglicherweise in der frühen postembryonalen Lebensweise der verschiedenen Formen gefunden werden. Alle hier untersuchten Octopoden durchlaufen unmittelbar nach dem Schlüpfen eine mehr oder weniger lange planktontische Phase. Während diese bei *Octopus vulgaris* vermutlich Wochen dauert, so nimmt man an, dass *Eledone cirrosa* nur wenige Tage freischwimmend

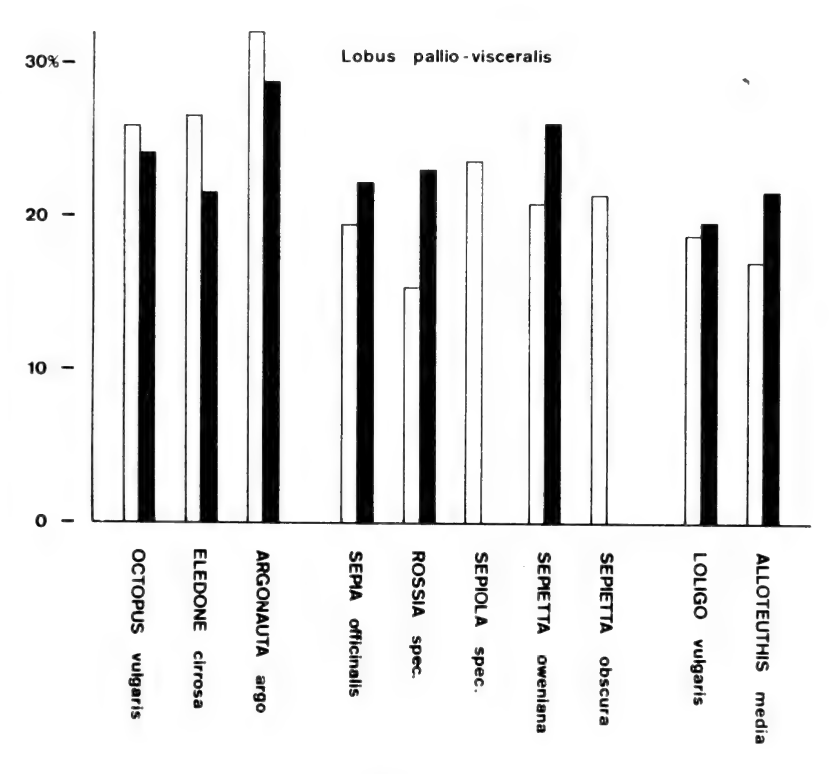


ABB. 10.

Volumenprozente des Lpv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

verbringt, bevor sie das Benthos als endgültiges Biotop aufsucht, (FIORONI, 1964). In dieser für die Verbreitung der Art wichtigen Lebensphase kommt dem Schwimmen eine entscheidende Bedeutung zu. Wahrscheinlich weisen die Octopodenlarven aus diesem Grunde einen relativ überdimensionierten Palliovisceralllobus (d. h. Bewegungsmotor) auf. Es darf daran erinnert werden, dass zugleich mit dem Erreichen der benthischen Lebensweise das Schwimmen vom Kriechen mit den Armen als hauptsächlichem Lokomotionsmodus abgelöst wird.

Nicht so die Teuthoiden. Diese leben auch adult ausschliesslich pelagisch und verfügen von allem Anfang an über das Riesenfasersystem als primäre

Schwimmotorik. Ihr Pallioviscerallobus ist im Schlüpfstadium wenig entwickelt. Dasselbe gilt für die Sepioliden, die postembryonal sofort die benthische Lebensweise aufnehmen, und für die das Schwimmen, verglichen mit Teuthoiden- und Octopodenlarven, nur von untergeordneter Bedeutung ist.

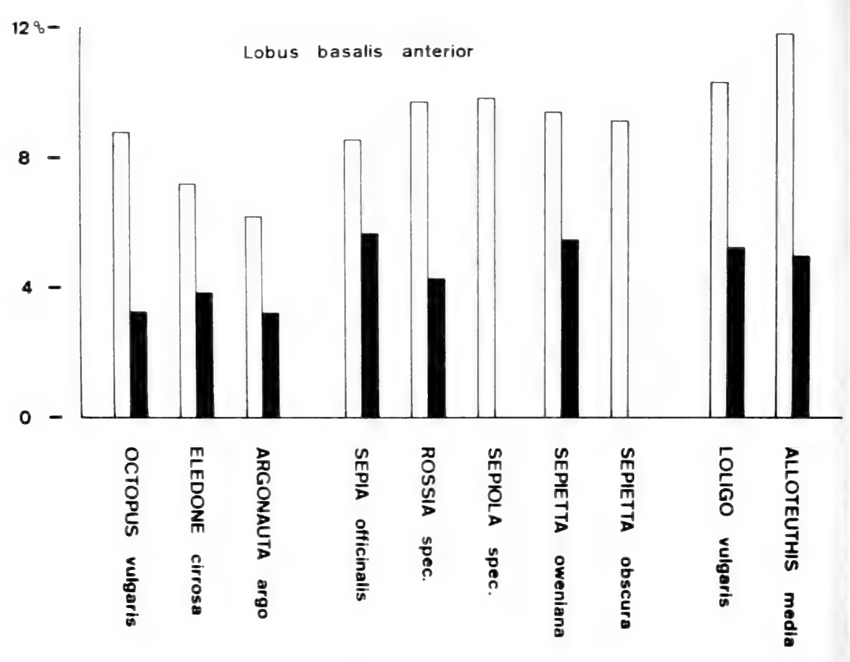


ABB. 11.

Volumenprozente des Lba, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

5. Lobus basalis anterior und posterior

Bei diesen beiden Loben handelt es sich um die höheren motorischen Zentren im Cerebralganglion. Während der vordere Lappen in seinem Bau einheitlich ist und eine massive (optische und statische) Kommissur darstellt, lässt sich der hintere in eine Reihe weiterer Abschnitte gliedern, (YOUNG, 1965):

Lobus praecommissuralis
Lobus subverticalis (I, II, III)
Lobus basalis dorsalis
Lobus basalis medialis
Lobus basalis lateralis
Lobus interbasalis
Lobus subpeduncularis

Wir haben infolge der noch ungenügenden geweblichen Differenzierung die weitere Aufteilung unterlassen müssen. Die beiden Basalloben stehen mit allen sie umgebenden Loben in Verbindung und sind insbesondere für viele optische Fasern entweder Durchgangsstation oder Bestimmungsort. Bei benthischen Octopoden, deren Orientierung nicht ausschliesslich visueller Natur ist, sind die Basalloben weniger gut entwickelt als diejenigen der Sepioiden und Teuthoiden, aber auch als die der pelagischen Formen der eigenen Ordnung, (*Argonauta argo*, *Ocythoë tuberculata* und *Tremoctopus violaceus*, (Wirz, 1959)). Bei adulten Tieren verhalten sich die Basalloben in der Regel ungefähr proportional zur Grösse der Augenganglien, mit Ausnahme einiger optischer Spezialisten wie *Alloteuthis subulata* (Myopsida) oder *Abraliopsis morrisi (Oegopsida)*, wo ihre Entwicklung mit der enormen Vergrösserung der optischen Ganglien nicht mehr Schritt hält.

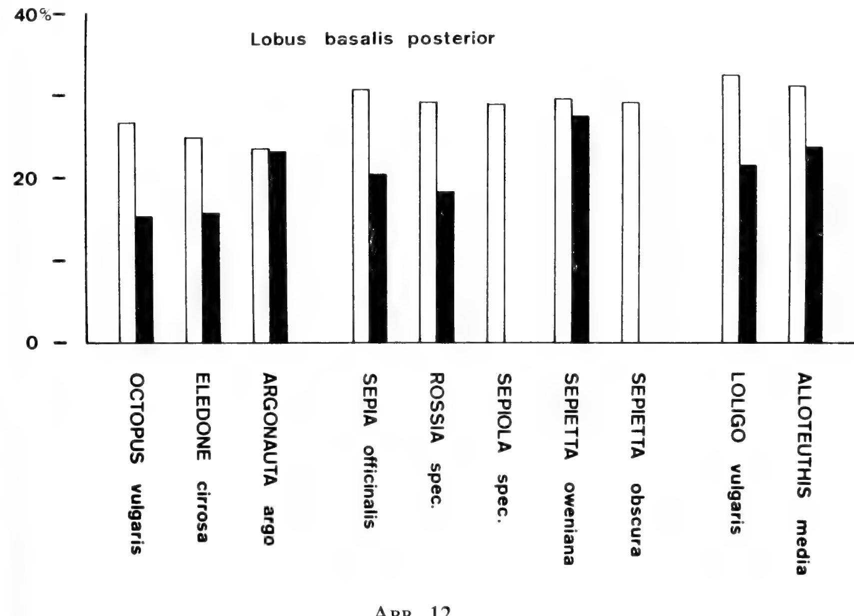


Abb. 12.

Volumenprozente des Lbp, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Der Lobus basalis anterior ist im Schlüpfmoment bei allen 10 Arten in ähnlichem Ausmass überdimensioniert, (Abb. 11).

Von 151% (Anteil am Adultvolumen) bei *Sepia officinalis* reicht die Skala über 238% bei *Alloteuthis media* bis 270% bei *Octopus vulgaris*.

In der Tendenz gleich, im Ausmass etwas geringer, verhält sich die Allometrie des hinteren Basallobus. Da ist der kleinste Wert bei *Argonauta argo* (102%) und der grösste abermals bei *Octopus vulgaris* (176%) zu finden, (Abb. 12).

Es sei betont, dass *Octopus vulgaris* sich nicht nur bezüglich der höheren motorischen Zentren, von denen das eine im wesentlichen aus einer mächtigen

optischen Kommissur besteht, auszeichnet; er weist als Adulttier von allen unseren Arten auch die kleinsten optischen Ganglien auf. Wir tun aber gewiss gut daran, von einer Interpretation dieses Sachverhaltes abzusehen, weil die funktionale Bedeutung insbesondere des Lobus basalis posterior noch wenig bekannt ist. Immerhin müssen wir an die schon erwähnte Tatsache (p. 1083) erinnern, dass viele motorische Aktivitäten, die bei *Sepia officinalis* relativ autonom im Unterschlundteil des Gehirns lokalisiert sind, bei *Octopus vulgaris* in den Basalloben des Cerebralganglions gefunden werden.

6. Die optischen Ganglien

Die beiden dem Gehirn paarig seitlich anliegenden Augenganglien bilden das grösste primäre Sinneszentrum aller untersuchten Cephalopoden. Sie sind — beide zusammengerechnet — bei nahezu allen Arten der Wirz'schen Studie grösser als das Gehirn. Bei den pelagischen Octopoden sowie beiden decapoden Ordnungen übertrifft sogar schon eines allein das ganze Gehirn an Volumen.

Durch die von Boycott und Young ausgeführten Ablationsversuche und histologischen Untersuchungen wurde die zwiefache Funktionsweise dieses Zentrums erhellt. In der durch zwei Zellagen corticalisierten peripheren Zone (Retina profunda) des annähernd kugelförmigen Lobus ist das eigentliche Sinneszentrum lokalisiert, in den innerhalb davon gelegenen Bereichen das assoziative. Letzteres ist, wie erwähnt, fähig sekundär Gedächtnisfunktionen zu übernehmen, wenn auch die auf diesem Weg erlernten Verhaltensweisen schneller wieder vergessen werden und öfter trainiert werden müssen.

Das Volumen einer Kugel nimmt bei Vergrösserung des Radius in der dritten Potenz desselben zu, die Oberfläche aber nur in der zweiten. Das hat für das optische Ganglion zur Folge, dass der innere, assoziative Anteil gegenüber dem peripheren (sensiblen) bei absolut grossen optischen Ganglien unverhältnismässig viel grösser ist als bei kleinen. Wirz hat versucht, das Volumen der optischen Ganglien mit der Grösse des Tieres einerseits und mit der Lebensweise der Art andrerseits in Verbindung zu bringen. Wenn sich hierbei auch bei einigen Gruppen gewisse Regelmässigkeiten haben ablesen lassen, so fehlen doch deutliche generelle Beziehungen, die für alle drei Ordnungen Gültigkeit hätten.

Es ist auffallend, dass die beiden adultähnlich schlüpfenden Species der Sepioiden, *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., als einzige aller untersuchten Formen über ein, gemessen an den Adultproportionen, leicht überdimensioniertes Ganglion opticum verfügen. Sie sind ebenso die einzigen, welche nach dem Schlüpfen deutlich ohne Verzug die benthische Lebensweise aufnehmen und mit Erfolg Beute jagen. Die präzise Jagd auf ruckartig sich fortbewegende Krebslarven erfordert zweifellos ein schon sehr leistungsfähiges optisches System. Die als Larven schlüpfenden Arten weisen diesbezüglich durchwegs negative Allometrie auf, (Abb. 13). Während unter ihnen die benthischen Octopoden, welche auch adult nur über einen relativ kleinen optischen Lobus verfügen, schon beinahe

Adultproportionen erreicht haben, sind andere mit grossen Adultganglien noch weit davon entfernt. So erreichen *Octopus vulgaris* 94% des endgültigen Wertes und *Eledone cirrosa* 88%; 57% *(Argonauta argo)*, 44% *(Alloteuthis media)* und 70% *(Loligo vulgaris)* sind die entsprechenden tiefen Werte für Arten mit adult grossen optischen Ganglien und zeitlebens pelagischer Lebensweise.

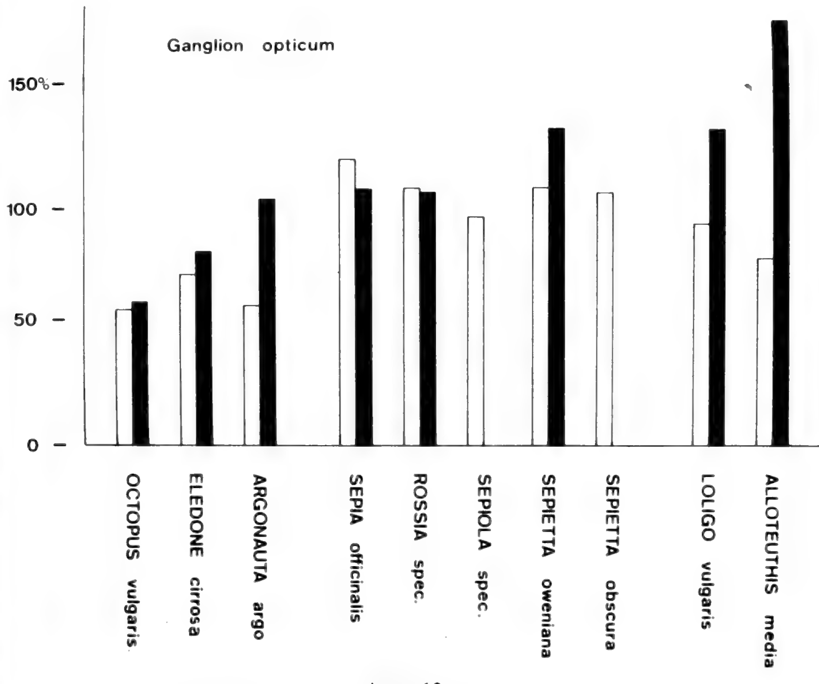


ABB. 13.

Volumenprozente der Gop, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

7. Der Lobus frontalis inferior

Wenn auch der Tastsinn nicht annähernd so gut entwickelt ist wie der optische, so stellt er doch eine nicht unwesentliche Bereicherung der Umweltbeziehungen von Cephalopoden dar. WELLS und WELLS (1956-1959) haben Möglichkeiten und Grenzen des taktilen Unterscheidungs- und Speicherungsvermögens von *Octopus vulgaris* aufgedeckt. Der Lobus frontalis inferior ist das diesbezügliche primäre sensible Zentrum. Bei adulten Sepioiden und Teuthoiden ist er klein, von 0.79% bei *Sepia elegans* bis 1.44% bei *Ctenopteryx siculus (Oegopsida)*. Bodennah lebende Octopoden weisen demgegenüber beachtliche Werte auf, wobei zwischen der Tiefe des Biotops und der Ausbildung des Tastsinnes eine strenge Beziehung gilt: Je tiefer die Art lebt, desto besser ist diese Fähigkeit ausgebildet. Der küstennah lebende Polyp *Octopus vulgaris* mit 2.96% und die Tiefenform *Bathypolypus sponsalis* mit 5.40% sind dabei die extremen Vertreter.

Im Moment des Ausschlüpfens haben wir lediglich bei unseren zwei benthi schen Octopoden einen wenig unterdimensionierten Lobus frontalis inferio gemessen. Alle anderen — durchwegs keine Tastspezialisten — haben zumindes die Adultproportionen erreicht, (*Loligo vulgaris* 100%), oft aber beträchtlicl überschritten, (*Argonauta argo* 281%):

Das hat zugleich ökologische wie phylogenetische Gründe. Der gut entwik kelte Tastsinn der benthischen Octopoden ist streng mit der bodennahen, "brachia

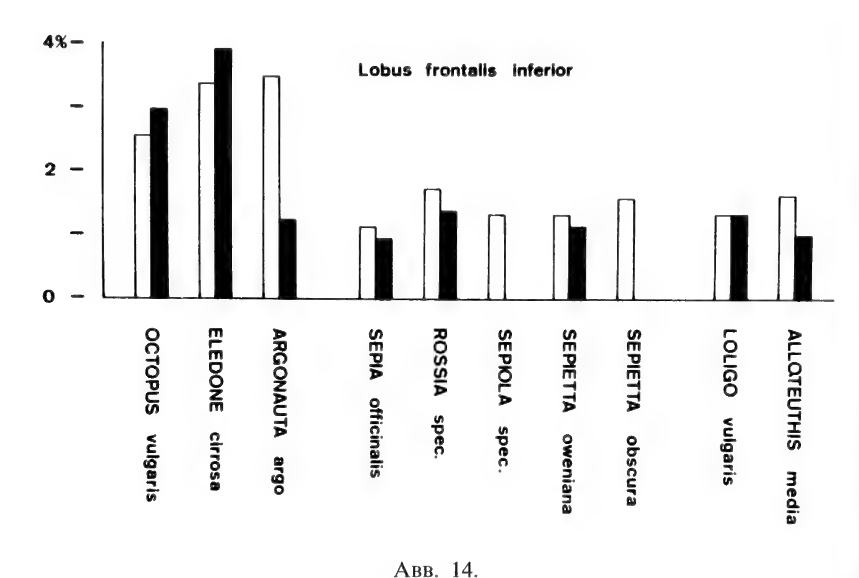


ABB. 14.

Volumenprozente des Lfi, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

len" Lebensweise dieser Gruppe korreliert. Er ist in dieser extremen Form ein phylogenetisch sekundäre Bildung (WELLS, 1962), jünger jedenfalls als die visuell Komponente des Verticalissystems, (s. p. 1098). *Argonauta argo* erreicht als pela gischer Octopode adult die Grössenordnung ihrer benthischen Verwandten be weitem nicht; frischgeschlüpft jedoch weist sie zusammen mit *Octopus vulgari* und *Eledone cirrosa* Werte um 2.5-3.5% des Gesamthirns auf, was zu de eingangs erwähnten stark positiven Allometrie führt. Sie rekapituliert dam embryonal eine primäre Octopodensituation, ohne aber postembryonal di sekundäre massive Entwicklung des Lobus frontalis inferior zu übernehmer

Die Anforderungen an den Tastsinn sind für die zwei ökologischen Gruppe in der frühen postembryonalen Phase verschieden. Während die Sepioide schon bald in vielfältigem Kontakt mit dem Untergrund leben, so sind die plank

ontischen Larven der benthischen Octopoden noch sehr weit von ihrem späteren brachialen" Dasein entfernt. Dieser Situation entspricht durchaus die negative Allometrie der letzteren und die positive der Sepioiden hinsichtlich des primären aktilen Sinneszentrums. Noch einmal sei die Sonderstellung von *Rossia* spec. nnerhalb der Sepioliden betont; *Rossia* erreicht nicht nur adult den mit Abstand rössten unteren Frontallobus ihrer Familie, auch frischgeschlüpft weist sie die tärkste positive Allometrie auf.

8. Der Lobus subfrontalis

Dieser sehr kleine Lobus, eine Neubildung der Octopoden, ist unter dem Frontalis uperior gelegen, (Abb. 2 und 5). Er ist Sitz des taktilen Gedächtnisses. Der Vertikalappen ist diesem Speicher im Sinne eines Verstärkers übergeordnet. Beide bestehen aus en schon erwähnten basophilen Globulizellen. äsion des Vertikallobus schaltet das Gedächtnisermögen des Tastsinnes nicht vollständig aus. Durch iederholte Versuche kann ein gewisses diesbezügches Unterscheidungsvermögen wieder etabliert erden, (Wells, 1962). Das Volumen des Lobus ubfrontalis verläuft bei geschlechtsreifen Tieren ngefähr proportional zu dem des dazugehörigen rimären Sinneszentrums, dem Lobus frontalis infeor, (Wirz, 1959).

Im Schlüpfmoment ist er bei unseren drei rten stark unterdimensioniert,(Abb. 15).

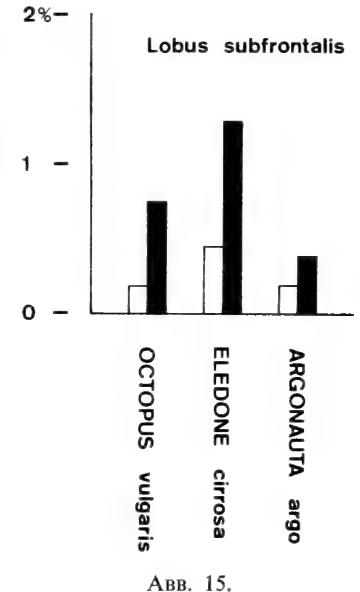


Abb. 15.

Volumenprozente des Lsf, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Von den zwei benthischen Species steht *Eledone irrosa* mit 35% (Anteil am relativen Adultvoumen) vor *Octopus vulgaris* mit 24%, entsprehend ihrem generell adultnäheren Schlüpfzuand. *Argonauta argo* kommt mit 50% den ndgültigen Proportionen am nächsten. Das darf ber nicht über die Tatsache hinwegtäuschen, ass dieses Zentrum bei pelagisch lebenden ormen geradezu verschwindend klein ist im ergleich zu den Bodenformen.

Wir werden unten sehen, dass der andere osse Speicher, der Vertikallappen, die gleiche endenz aufweist; diese stammesgeschichtlich jungen Strukturen werden erst ät in der Ontogenese entwickelt. Sie sind für das Leben der freischwimmenden arve noch wenig bedeutsam.

9. Das Verticalissystem

(Lobus frontalis superior,
Lobus verticalis,
Lobus subverticalis I)

Dieses System koordiniert, wie wir oben schon festgestellt haben, verschieden sensible Funktionen, wirkt als Gedächtnisspeicher und garantiert die rasche und zielge richtete Anpassung an wechselnde Umweltsituationen.

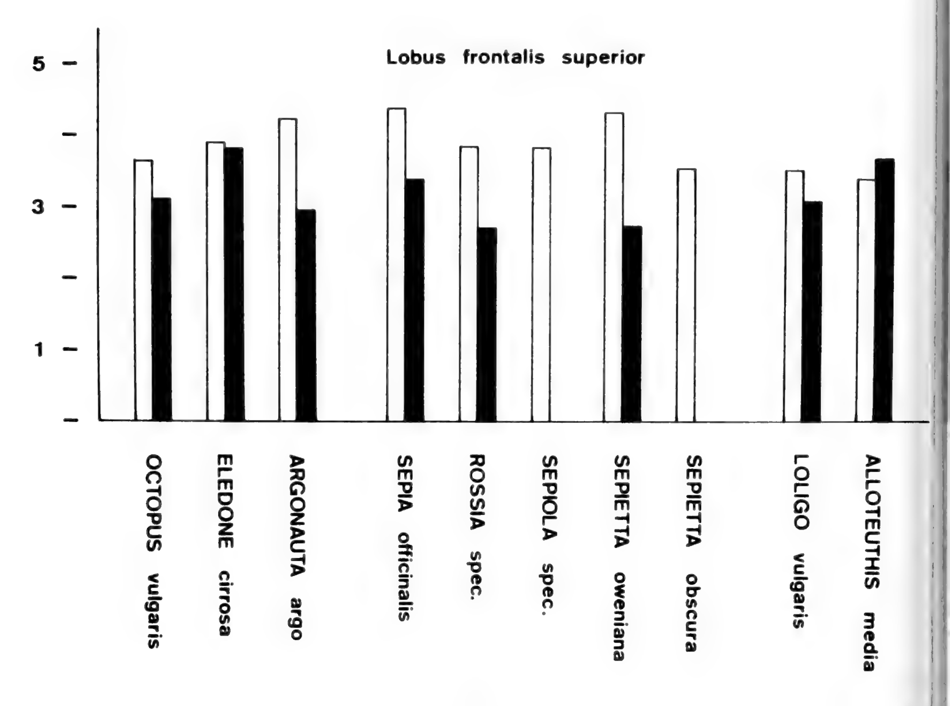


Abb. 16.

Volumenprozente des Lfs, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Die afferenten Bahnen zum Verticalissystem sind ausschliesslich optischer ur taktiler Herkunft, (Boycott und Young, 1955). Diejenigen des Lobus verticalis stehe nie in direkter Verbindung mit den primären sensiblen Zentren; alle nehmen den We über den Subverticalis I oder den Frontalis superior. Die Mehrheit der efferente Bahnen des Verticalissystems gelangt zum Ganglion opticum. Die mannigfachen Fase verbindungen zwischen dem Ganglion opticum und dem Lobus frontalis superior habe volumetrisch insofern eine Entsprechung, als die Grösse dieses Lappens in der Reg proportional ist zu der Ausbildung der optischen Ganglien, (Wirz, 1959).

Solche klaren Beziehungen treten im Schlüpfstadium nicht offen zutage, Abb. 16). Bei den drei Octopoden verhält sich der obere Frontallobus zu der Allometrie des entsprechenden optischen Ganglions gerade entgegengesetzt. Ist liese bei den Bodenformen leicht negativ, 94 % (Anteil am relativen Adultvolumen) bei *Octopus vulgaris* bzw. 88 % bei *Eledone cirrosa*, so fällt sie hier positiv aus, *Octopus* 117 %, *Eledone* 102 %. Dem stark unterdimensionierten Ganglion opticum

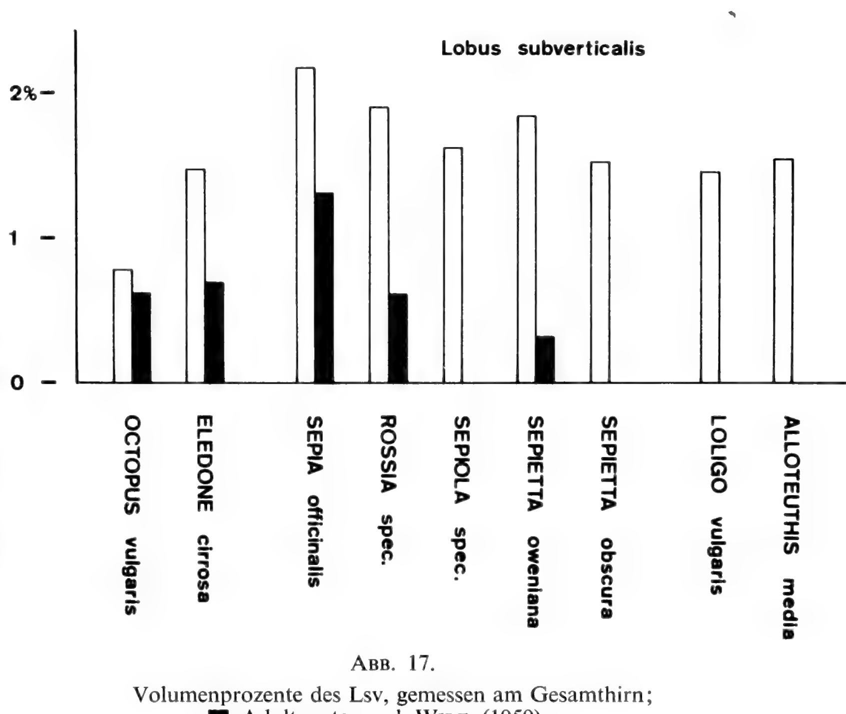


ABB. 17.
Volumenprozente des Lsv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwerte, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwerte

on *Argonauta argo* (57 %) steht ein Lobus frontalis superior von 143 % gegenüber. Die adultnah schlüpfenden *Sepia officinalis* und *Rossia* spec., welche als einzige untersuchte Arten überdimensionierte Augenganglien besitzen, sind mit Werten on 126 % und 142 % in ähnlichem Ausmass positiv allometrisch wie die Larve on *Argonauta argo*. Die Wachstumsverhältnisse der Teuthoidenlarven lassen ich eher mit denen der benthischen Octopoden vergleichen. *Alloteuthis media*, ie Species mit dem weitaus grössten optischen Ganglion, ist als einzige hinichtlich ihres oberen Frontallobus negativ allometrisch (92 %), *Loligo vulgaris* venig positiv (114 %).

Der Lobus subverticalis I wurde separat gemessen und in den Tabellen ngeführt, (Abb. 17), ist aber auch bei den Werten des Lobus basalis posterior

mit inbegriffen, wodurch wir uns Vergleichsmöglichkeiten mit den Adultwerte von Wirz offengelassen haben.

So gut der Lappen sich dorsal gegen den viel stärker basophilen Vertikallobu abhebt, so schwierig ist es zuweilen, ihn basalwärts genau abzugrenzen. Sein Messung hat gegenüber dem endgültigen Zustand durchwegs stark positiv allo metrische Werte ergeben. Das steht durchaus in Einklang mit den Schlüpfwerte des Lobus basalis posterior, dessen obersten Abschnitt er ja bildet.

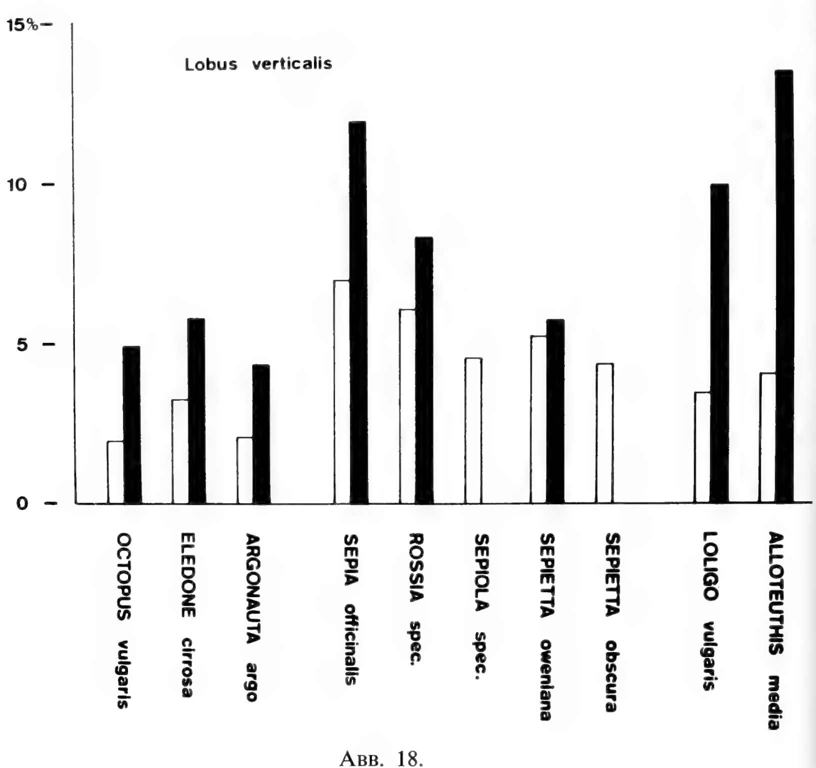


Abb. 18.

Volumenprozente des Lv, gemessen am Gesamthirn;
■ Adultwert, nach Wirz, (1959)
□ Schlüpfwert

Der eng mit beiden Gedächtnismöglichkeiten korrelierte Lobus vertical zeigt dagegen die konträre Tendenz stark negativer Allometrie. Die Werte reiche von *Sepietta oweniana* mit 91% (Anteil am endgültigen relativen Volumen) b hinunter zu *Alloteuthis media* mit 30%, (Abb. 18).

Wir dürfen allgemein sagen, dass das höchste Assoziationszentrum — d. l das Verticalissystem — die stammesgeschichtlich jüngste Formation im Gehir rezenter Cephalopoden darstellt. Aufgrund der im Schlüpfmoment festgestellte Werte betrachten wir innerhalb dieses Systems den eigentlichen Lobus vertical

ıls zuletzt abgeleitet. Haben wir oben die generelle Uniformität der Gehirne aller lrei Ordnungen betont, so müssen wir nun doch noch präzisierend einige zwischen len Octopoden einerseits und den Sepioiden und Teuthoiden andererseits diver-ȝierende Merkmale der assoziativen Region hervorheben, welche geeignet er-cheinen, die sekundäre Natur des Lobus verticalis-Systems zu unterstreichen: Der Vertikallappen octopoder Formen ist in fünf parallele Längswülste gegliedert, lerjenige von Decapoden ist einheitlich. Diese haben keinen medianen Lobus rontalis superior, sind aber dennoch mit allen diesbezüglichen Faserverbindungen ler Octopoden versehen. Ein Homologon zum Subfrontallobus schliesslich gibt s bei den decapoden Ordnungen überhaupt nicht.

Im Lobus verticalis der modernen Cephalopoden sind wichtige evolutive Prozesse im Gange. Die noch sehr geringe Entwicklung im Moment des Aus-chlüpfens entspricht deutlich dessen sekundärer Herkunft. Das von Gruppe zu Gruppe stark differierende Ausmass der negativen Allometrie muss indessen ınders erklärt werden. Wie bei allen Gehirnlappen sind auch hier der generelle Schlüpfzustand als auch das endgültige relative Adultvolumen (unter anderen) ıls determinierende Faktoren für die Gangliengrösse im Schlüpfmoment relevant. Über den Grad dieser Abhängigkeit können wir allerdings nur Vermutungen ınstellen. So scheint es uns verständlich. dass bei Arten mit adultnahem Schlüpf-zustand *(Sepioidea)* die negative Allometrie auch entsprechend geringer — d. h. ıdultnäher — ist als bei typischen Larven. Bei diesen wiederum ist der Lobus verticalis dort weniger unterdimensioniert, wo es postembryonal nur ein relativ kleines Volumen zu erreichen gilt, also bei Octopoden. Wir finden folglich bei euthoiden Formen die ausgeprägteste Allometrie des Vertikallappens.

10. Ganglion stellare und Ganglion gastricum

Die an der dorsalen Innenfläche des Mantels beidseitig der Medianen gelegenen Stellarganglien sind die letzte Relaisstation der Pallialnerven. Bei vielen Sepioiden und Teuthoiden sind darin die Riesenneurone 3. Ordnung des Riesenfasersystems lokalisiert.

Die Volumenanteile der Ganglien frischgeschlüpfter Octopoden und Sepioiden liegen zwischen 2 und 3% des Gesamthirns, lediglich *Rossia* spec. fällt mit 1.85% wiederum aus der Reihe. Die beiden teuthoiden Formen sind mit a. 1.50% deutlich unter den Mittelwerten der benthischen Vertreter. Ob das nit ihrem zwar auf wenige Neurone beschränkten, aber doch hoch funktionellen Riesenzellsystem zusammenhängt, müssen wir dahingestellt bleiben lassen, zumal lie Adultgrösse dieses peripheren Ganglions nicht bekannt ist.

Das Ganglion gastricum stellt im wesentlichen eine Kommissur der Nn. tomatogastrici dar. Es erreicht bei *Argonauta*larven den grössten Wert mit .45%, den kleinsten beim Kalmar mit 0.46%. Der Grössenvergleich mit Adulttie-en ist uns auch hier nicht möglich.

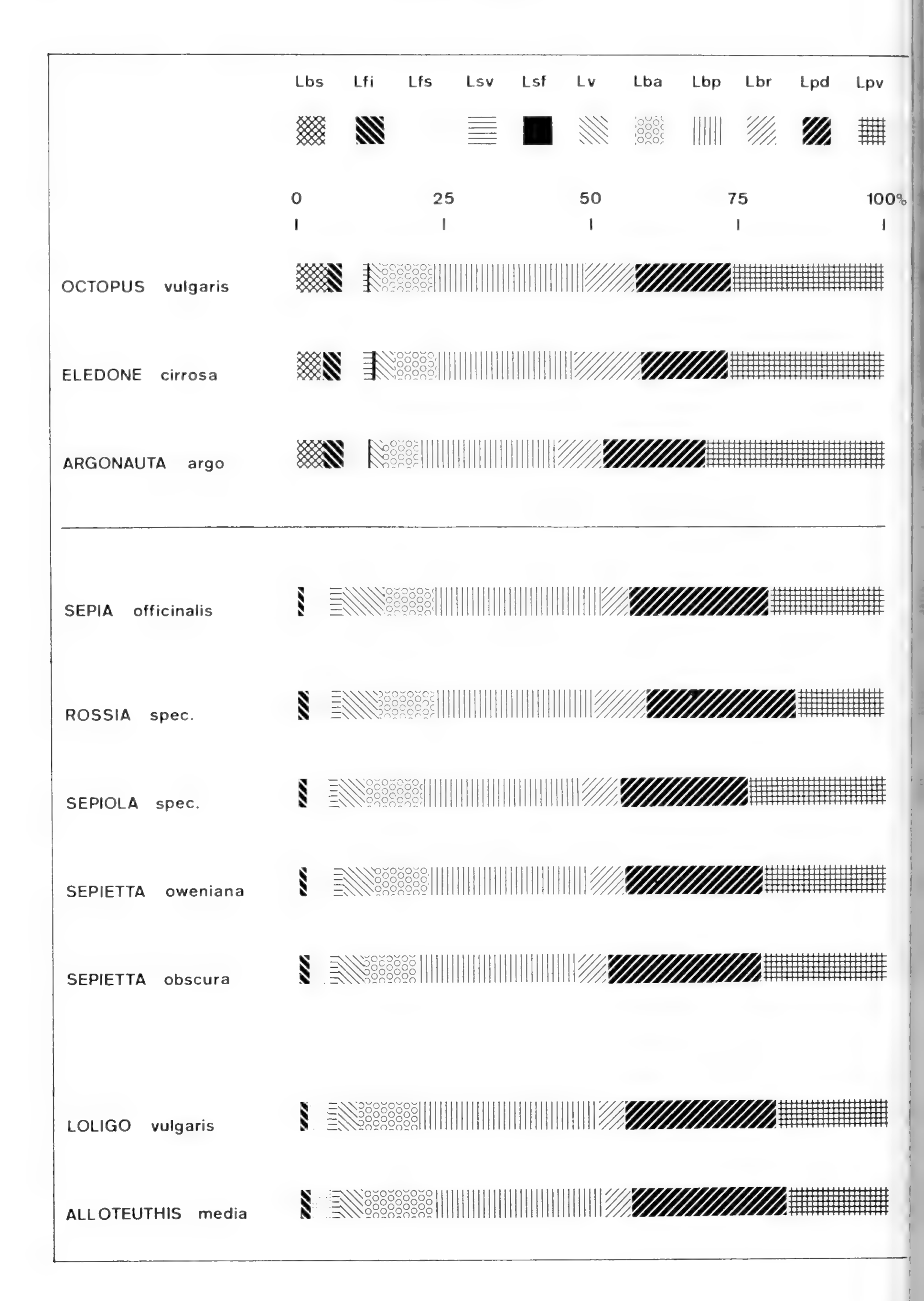


ABB. 19.

Säulendiagramm der Volumenprozente von Gehirnganglien frischgeschlüpfter Cephalopode

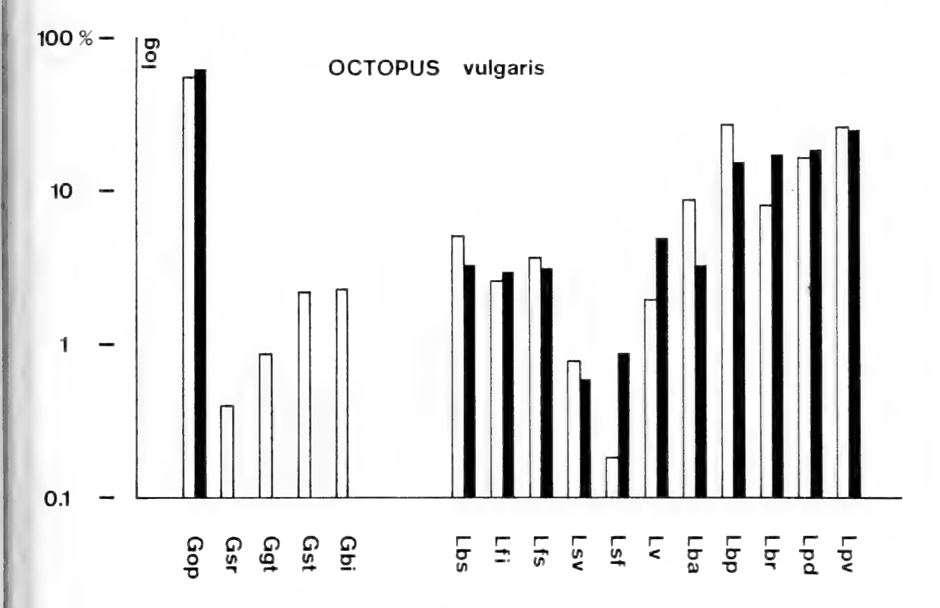


ABB. 20.

Octopus vulgaris. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

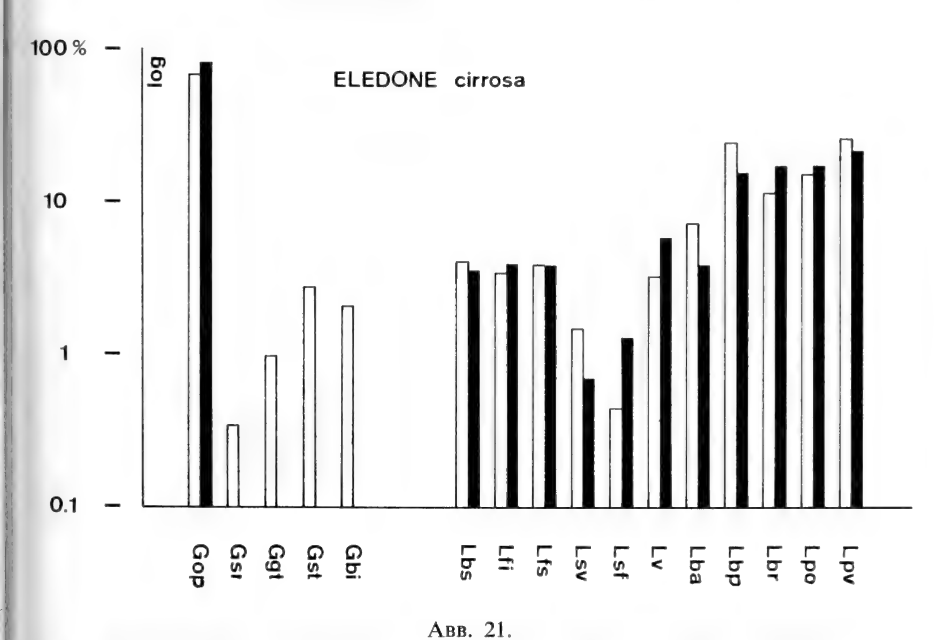


ABB. 21.

Eledone cirrosa. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

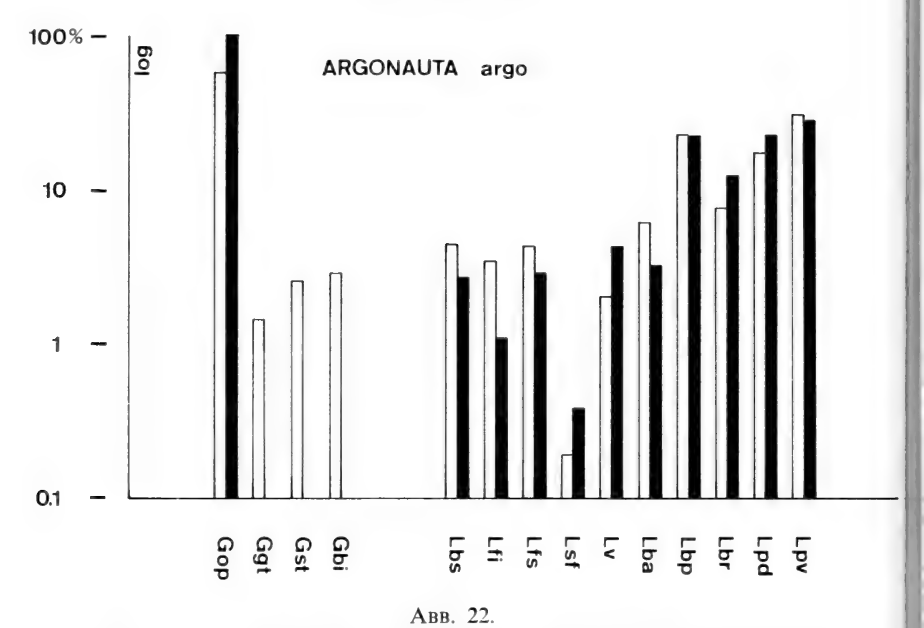


ABB. 22.

Argonauta argo. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

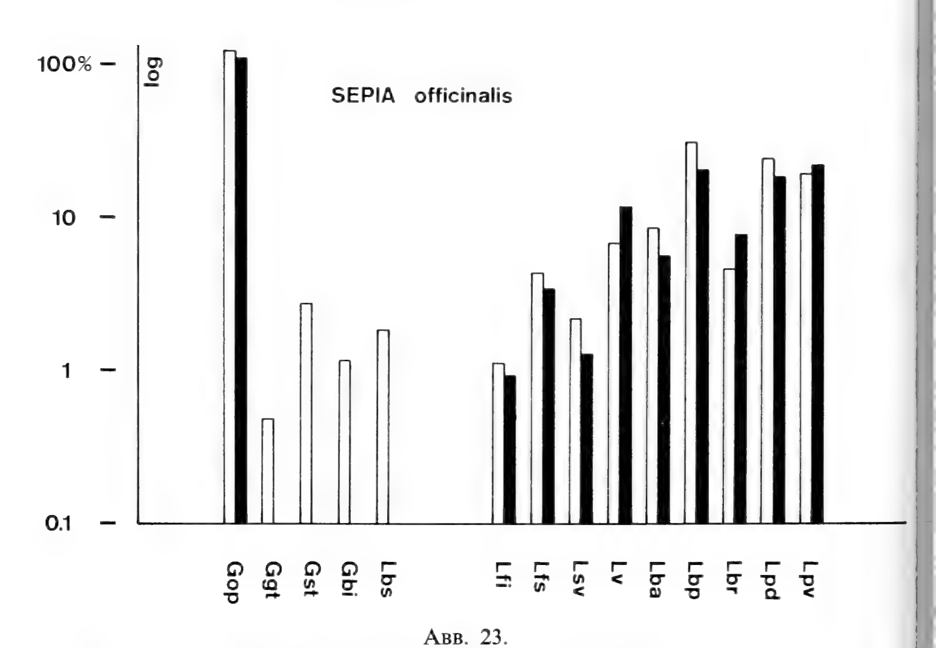


ABB. 23.

Sepia officinalis. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

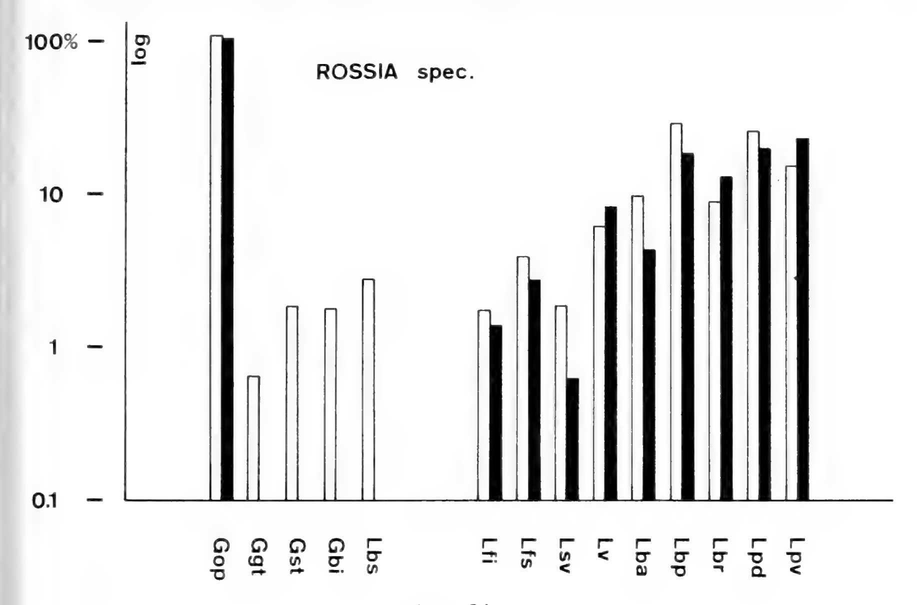


ABB. 24.

Rossia spec. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

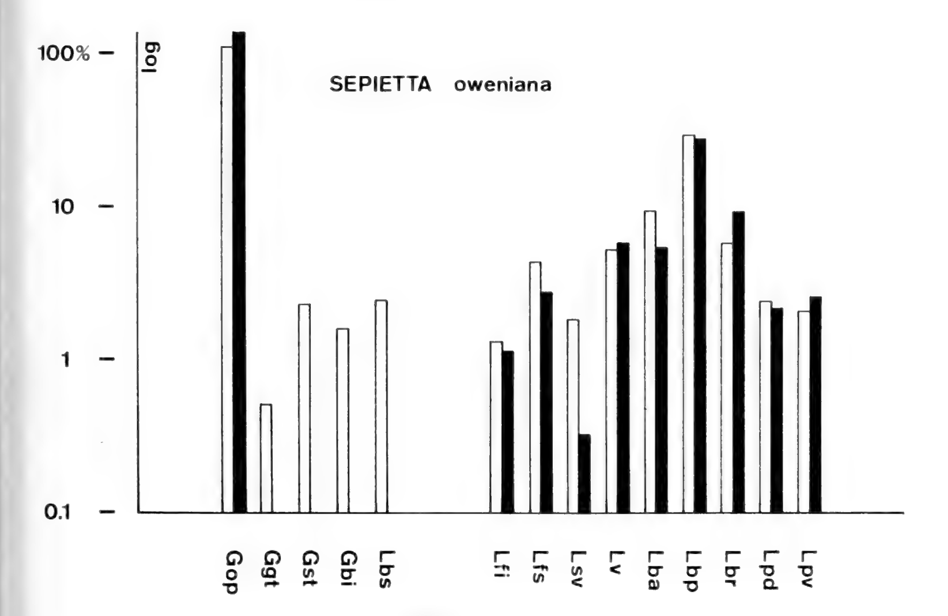


ABB. 25.

Sepietta oweniana. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

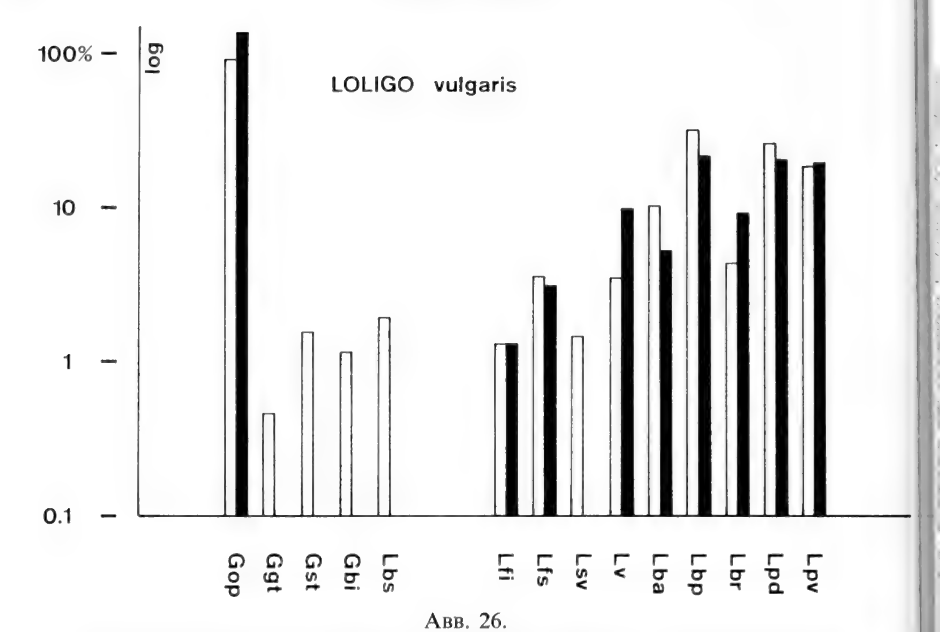


ABB. 26.

Loligo vulgaris. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

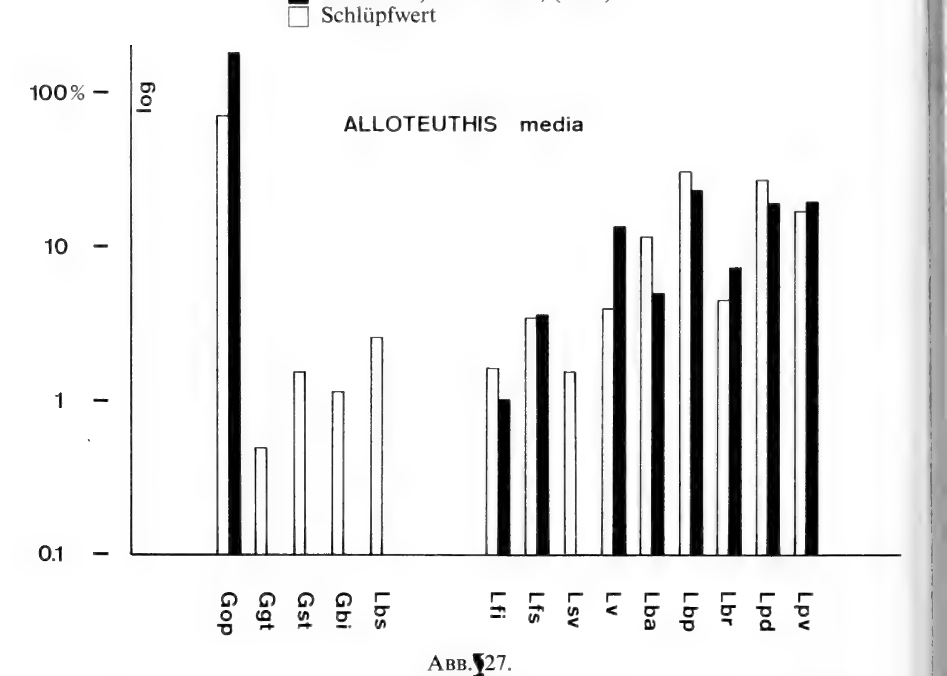


ABB. 27.

Alloteuthis media. Volumenanteile der einzelnen Ganglien in % des Gesamthirns.
■ Adultwert, nach WIRZ, (1959)
□ Schlüpfwert

Volumenprozente der Ganglien von frischgeschlüpften und adulten Cephalopoden, gemessen am gesamten Volumen des Gehirns.

	OCTOPUS vulgaris	ELEDONE cirrosa	ARGONAUTA argo	SEPIA officinalis	ROSSIA spec.	SEPIOLA spec.	SEPIETTA oweniana	SEPIETTA obscura	LOLIGO vulgaris	ALLOTEUTHIS media
L. buccalis superior	5.12*	4.03	4.48	1.87	2.75	2.35	2.45	2.60	1.97	2.57
	3.31**	3.56	2.75							
L. frontalis inferior	2.55	3.36	3.46	1.11	1.73	1.31	1.32	1.57	1.33	1.62
	2.96	3.90	1.23	0.93	1.37		1.14		1.32	1.00
L. frontalis superior	3.65	3.90	4.23	4.37	3.84	3.83	4.31	3.54	3.51	3.40
	3.12	3.81	2.95	3.38	2.70		2.74		3.08	3.69
L. subverticalis	0.78	1.47		2.16	1.89	1.61	1.83	1.52	1.45	1.54
	0.62	0.69		1.30	0.61		0.32		+	0.87
L. subfrontalis	0.18	0.45	0.19							
	0.75	1.29	0.38							
L. verticalis	1.95	3.26	2.08	6.94	6.01	4.52	5.20	4.35	3.43	4.02
	4.91	5.78	4.32	11.86	8.28		5.70		9.85	13.37
L. basalis anterior	8.78	7.19	6.14	8.49	9.64	9.73	9.31	9.05	10.25	11.76
	3.25	3.81	3.20	5.61	4.24		5.42		5.20	4.94
L. basalis posterior	26.70	24.80	23.44	30.60	28.91	28.75	29.23	28.96	32.31	30.95
	15.15	15.65	23.01	20.36	18.14		27.25		21.40	23.59
L. brachialis	8.31	11.39	7.50	4.65	8.87	6.34	5.78	6.65	4.41	4.55
	17.51	16.81	12.49	7.81	12.87		9.42		9.41	7.40
L. pedalis	16.65	14.97	17.86	23.90	25.71	22.01	23.88	24.66	26.12	26.79
	18.02	17.05	20.99	18.14	19.99		22.08		21.05	19.06
L. pallio-visceralis	25.86	26.51	31.97	19.39	15.28	23.51	20.74	21.23	18.63	16.91
	24.08	21.49	28.68	22.11	22.94		25.93		19.43	19.32
G. buccale inferius	2.31	2.07	2.94	1.17	1.79	1.67	1.58	1.50	1.16	1.16
G. stellare	2.18	2.77	2.57	2.73	1.85	2.86	2.28	2.25	1.55	1.52
G. gastricum	0.88	0.98	1.45	0.48	0.64	0,97	0.51	0.51	0.46	0.49
G. subradulare	0.40	0.35		0.023					0.0056	
G. opticum	57.40	72.40	59.17	120.80	108.30	96.50	109.00	106.80	93.49	79.01
	61	82	104	108	104		136		134	180

* frischgeschlüpfte Tiere
** adulte Tiere (WIRZ, 1959)
| der L. suvberticalis ist im Wert des verticalis eingeschlossen

VI. DIE CEREBRALISATIONSHÖHE IM SCHLÜPFMOMENT

Im Vergleich des Verhaltens von *Octopus vulgaris* und *Loligo vulgari[s]* erscheint der Polyp sehr bald als das Tier mit der viel differenzierteren Umwelt-beziehung. Es liegt zwar nahe, dass der an die offene See gewöhnte Kalmar im Aquarium nicht anpassungsfähig ist, dennoch steht es ausser Zweifel, dass *Octopus vulgaris* insgesamt über die besseren Adaptationsmöglichkeiten verfügt als *Loligo vulgaris*.

Es erstaunt nun, dass das höchste Integrationszentrum — der Lobus verticalis — beim Kalmar das doppelte relative Volumen des Octopoden einnimmt. Der Verhaltensvergleich zeigt somit, dass das relative Volumen des Vertikallappens kaum der entscheidende Parameter für die Assoziationsfähigkeit (=Cerebralisationshöhe) adulter Cephalopoden sein kann. Wirz hat 1959 erkannt, dass diese nur im Zusammenhang mit den primären Sinneszentren richtig statuiert werden kann, und hat in der Folge den scheinbaren Widerspruch beseitigt. Durch die Bildung zweier Quotienten gelangte sie zu einem Mass einerseits für das optische Assoziationsvermögen, (Index I), andrerseits für das gesamte optische und taktile, (Index II):

$$\text{Index I} = \frac{\text{Volumen des Verticalissystems} \times 100}{\text{Volumen der optischen Ganglien}}$$

$$\text{Index II} = \frac{(\text{Volumen des Verticalissystems} + \text{L. subfront.}) \times 100}{\text{Volumen der optischen Ganglien} + \text{L. frontalis inf.}}$$

Die Errechnung dieser Indices ergibt die auf Tab. 3 zusammengefassten Werte, welche wir mit den Adultzahlen vergleichen wollen:

Die Adultwerte des Index II übertreffen den Index I zum Teil stark. Das wird durch das Volumen des Lobus subfrontalis verursacht, welches besonders bei benthischen Octopoden ins Gewicht fällt. Bei *Sepioidea* und *Teuthoidea* drückt sich das Fehlen dieses Zentrums im Index II negativ aus, andrerseits impliziert ein hoher Index II dem entsprechenden Vertreter ein vorzügliches taktiles Orientierungsvermögen. Diese Komponente der Cerebralisation wird im Schlüpfstadium noch nicht manifest, weil, wie wir oben festgestellt haben, der Lobus subfrontalis überall stark unterdimensioniert ist.

Von den benthischen Octopoden hat die frischgeschlüpfte *Eledone cirrosa* schon beinahe die endgültigen Werte erreicht. Vom Index II ist sie noch etwas weiter entfernt, was ihrer planktontischen, noch wenig taktil orientierten Lebens-weise gut entspricht. *Octopus vulgaris* weist in beiden Indices noch ein grosses Defizit auf, er ist zweifellos die primitivere Larve. Bei *Argonauta* tritt ein zu

TABELLE 3

Index I und II von Schlüpfstadien und Adulttieren.

	Schlüpfstadien		Adulttiere	
	Index I	Index II	Index I	Index II
)ctopus vulgaris	5.6	5.6	7.1	7.5
:ledone cirrosa	6.0	6.1	6.3	6.9
lrgonauta argo	5.3	5.3*	3.5	3.7
;epia officinalis	5.6	5.6	7.7	7.6
ꝛossia spec.	5.4	5.4	5.6	5.5
;epiola spec.	5.2	5.1	3.3 (affinis)	3.2
;epietta obscura	4.4	4.4		
;epietta oweniana	5.2	5.2	3.2	3.2
.oligo vulgaris	4.5	4.5	4.8	4.8
llloteuthis media	5.7	5.6	5.0	5.0

* Ohne Subverticalis

ıoher Schlüpfindex auf. Von einer höheren Assoziationsfähigkeit als beim Adultier kann natürlich nicht die Rede sein, vielmehr wird diese Erscheinung dadurch 'erursacht, dass die Larve von *Argonauta argo* trotz ihrer noch sehr beschränkten ensorischen Möglichkeiten schon viele Assoziationszellen besitzt, verhältnisnässig mehr sogar als im adulten Gehirn. Es gilt folglich allgemein für beide ndices, dass sich dann zu hohe Werte ergeben, sobald die Allometrie des Ganglion ›pticum beim frischgeschlüpften Tier stärker negativ ist als die des Verticalisystems. So ist es verständlich, dass auch zwei Sepioliden und *Alloteuthis media* m Schlüpfstadium höher cerebralisiert scheinen als ihre Adultformen. Dennoch 'erfügen die benthischen Octopoden zusammen mit *Sepia officinalis* schon als .arven über ein besseres Assoziationsvermögen als die übrigen, zum Teil viel .dultnäher ausgeschlüpften Arten.

VII. EINIGE PROBLEME UND ERGEBNISSE ABSOLUTER GRÖSSENVERGLEICHE

Wir haben uns bisher ausschliesslich mit der Analyse relativer Grössenerhältnisse beschäftigt. Es seien nun noch kurz einige Fragen berührt, die im :usammenhang mit absoluten Volumina auftreten.

Am Anfang unserer Arbeit haben wir die Mantellängen von frischgeschlüpften Tieren zusammengetragen. Die nochmalige Messung der gleichen Exemplare im fixierten Zustand hat uns auf folgende Schrumpfungsfaktoren geführt:

	dml (lebend)	dml (fixiert)	Schrumpfungsfaktor
Octopus vulgaris	1.47 mm	1.42 (Susa)	0.97
		1.38 (Bouin)	0.93
Eledone cirrosa	4.71	3.39 (Susa)	0.72
		3.67 (Bouin)	0.78
Sepia officinalis	7.77	6.45 (Susa)	0.83
		6.68 (Bouin)	0.86
Loligo vulgaris	2.89	2.69 (Susa)	0.93
		2.75 (Bouin)	0.95

Eledone cirrosa und *Sepia officinalis* sind der Schrumpfung stärker unterworfen als die Larven von Polyp und Kalmar. Die Bouin'sche Lösung wirkt nu bei *Octopus vulgaris* etwas stärker dehydrierend als die Sublimatlösung. Wi haben es unterlassen, die weitere Schrumpfung im alkoholischen Aufbereitungsprozess bis zum Einbetten im Paraplast auch noch zu messen. Wir glauben mit unserer Zusammenstellung die Problematik absoluter Grössenvergleich genügend hervorgehoben zu haben, um bei der Interpretation der noch folgender Zahlen die angemessene Vorsicht zu empfehlen, (Tab. 4).

Wir verfügen im Moment nur über frischgeschlüpfte und adulte Tiere. Mi zwei Messpunkten aus einer Entwicklungskurve können wir lediglich Proportionsunterschiede, nicht aber die kontinuierlichen Proportionsveränderungen vom Embryo zum Adulttier beschreiben.

In der folgenden Tabelle (Tab. 6) stellen wir die absoluten Körper- und Gehirnvolumina frischgeschlüpfter und geschlechtsreifer Tiere einander gegenüber Das Gehirnvolumen wird in $^0/_{00}$ des Körpervolumens ausgedrückt. Aus de Aufstellung gehen die Vermehrungsfaktoren für Gesamt- und Gehirnvolumen sowie schliesslich auch der entsprechende Allometrieexponent des letzterer hervor. Diese nach der Formel von Snell (1891) zu errechnende Grösse drück hier die Volumenzunahme des Gehirns als exponentielle Funktion derjeniger des Körpers aus.

Wir müssen berücksichtigen, dass es sich bei den Zahlen der frischgeschlüpfter Tiere (XX) um Mittelwerte handelt, bei denjenigen der adulten dagegen um Angaber einzelner relativ grosser, geschlechtsreifer Tiere.

TABELLE 4

Absolute Volumina der Ganglien von frischgeschlüpften Cephalopoden.

	OCTOPUS vulgaris	*ELEDONE cirrosa*	*ARGO-NAUTA argo*	*SEPIA officinalis*	*ROSSIA spec.*	*SEPIOLA spec.*	*SEPIETTA oweniana*	*SEPIETTA obscura*	*LOLIGO vulgaris*	*ALLO-TEUTHIS media*
L. buccalis superior	2.061*	15.803	0.777	39.5	20.47	4.43	4.63	3.06	2.64	1.54
L. frontalis inferior	1.027	13.190	0.601	23.3	12.85	2.47	2.50	1.85	1.79	0.97
L. frontalis superior	1.469	15.327	0.734	92.2	28.60	7.21	8.14	4.17	4.70	2.04
L. subverticalis	0.324	5.775		45.7	14.06	3.03	3.46	1.79	1.94	0.93
L. subfrontalis	0.071	1.769	0.033							
L. verticalis	0.785	12.814	0.359	146.3	44.73	8.50	9.82	5.12	4.59	2.41
L. basalis anterior	3.535	28.218	1.066	178.9	71.75	18.31	18.33	10.65	13.74	7.04
L. basalis posterior	10.749	97.371	4.070	645.1	215.20	54.11	55.24	34.11	43.28	18.52
L. brachialis	3.346	44.724	1.303	98.1	66.04	11.94	10.92	7.83	5.91	2.73
L. pedalis	6.703	58.782	3.101	503.7	191.39	41.43	45.13	29.03	34.99	16.04
L. pallio-visceralis	10.411	104.073	5.551	408.7	113.75	44.26	39.20	25.00	24.95	10.12
G. buccale inferius	0.930	8.109	0.510	24.8	13.31	3.15	2.98	1.77	1.56	0.70
G. stellare	0.878	10.281	0.446	57.6	13.76	5.37	4.31	2.65	2.08	0.91
G. gastricum	0.354	3.845	0.252	10.1	4.75	1.82	0.97	0.60	0.62	0.29
G. subradulare	0.165	1.356		0.48					0.08	
G. opticum	23.010	284.358	10.274	2 545.4	806.00	181.61	205.94	125.79	125.23	47.30
Gehirn total	40.260	392.587	17.363	2 107.8	744.30	188.23	188.97	117.75	133.95	59.86

* a . 10^{-3} mm^3 für sämtliche Werte aller Arten

TABELLE 6

Das Gehirnvolumen (V_G) in ‰ des Körpervolumens (V_K)
bei frischgeschlüpften (XX) und adulten (ad) Tieren.
Der Vermehrungsfaktor F von V_G und V_K zwischen Schlüpf- und Reifestadium.
Der cerebrale Allometrieexponent a zwischen Schlüpf- und Reifestadium.

	$V_{K(ad)}$	$V_{G(ad)}$	$\frac{V_{G(ad)} \cdot 1000}{V_{K(ad)}}$	$V_{K(XX)}$	$V_{G(XX)}$	$\frac{V_{G(XX)} \cdot 1000}{V_{K(XX)}}$	F von V_K	F von V_G	a
Octopus vulgaris	1 714 cm³	2.426	*1.42 ‰*	2.4 mm³	0.040 mm³	*16.7 ‰*	*715 · 10³*	*60 · 10³*	*0.82*
Eledone cirrosa	316	1.495	*4.73*	16.7	0.393	*23.6*	*18.9 · 10³*	*4 · 10³*	*0.84*
Sepia officinalis	850	1.371	*1.80*	150.0	2.107	*14.1*	*6 · 10³*	*0.65 · 10³*	*0.74*
Loligo vulgaris	320	1.913	*6.00*	5.2	0.134	*25.8*	*62 · 10³*	*14 · 10³*	*0.87*

Der Interpretation von Vermehrungsfaktor und insbesondere von Allometrieexponent sind wegen des Fehlens von Zwischenstadien und wegen der stark differierenden Ontogenesemodi enge Grenzen gesetzt. *Octopus vulgaris* zeigt in bezug auf Körper- wie auf Gehirnvolumen den grössten Vermehrungsfaktor, gefolgt von *Loligo vulgaris*. Beide weisen den Ontogenesemodus mit frühem Schlüpfmoment auf. *Eledone cirrosa* hat wegen ihrer langen Embryonalentwicklung und des entsprechend gut entwickelten Schlüpfzustandes einen viel geringeren Vermehrungsfaktor, *Sepia officinalis* zwangsläufig einen extrem kleinen.

Die Vermehrungsfaktoren können näherungsweise als Mass des Schlüpfzustandes gewertet werden. Der cerebrale Allometrieexponent freilich ist kaum interpretierbar, weil er aus nur zwei Messpunkten errechnet ist. *Sepia officinalis* zeigt den niedrigsten Wert (0.74). Das legt den Schluss nahe, dass die cerebrale Wachstumskurve der drei übrigen Arten (mit Werten zwischen 0.82 und 0.87) der somatischen Kurve ähnlicher verläuft als bei *Sepia officinalis*. Wir hüten uns aber vor einer endgültigen Deutung dieser Zahlen, weil wir aus zahlreichen diesbezüglichen Arbeiten wissen, dass die Ursachen allometrischen Wachstums nicht vollständig bekannt sind. Wir nehmen sie zur Kenntnis als Ausdruck eines nicht nur unter Mollusken verbreiteten Ontogenesemerkmales und hoffen, durch spätere Vergleiche innerhalb der Familie der Octopodidae, welche hinsichtlich Schlüpfmoment eine breite Streuung zeigen, Genaueres zum Problem der cerebralen Allometrie beitragen zu können.

VIII. DISKUSSION

Die Tatsache, dass das Cephalopodium der Tintenfische im Schlüpfstadium vom Zentralnervensystem geradezu ausgefüllt wird, (Abb. 2, 3, 4), hat bei vielen Avertebraten ihre Entsprechung, (Fioroni und Portmann, 1968, *(Fusus, Gastropoda)*; Fioroni, 1970, *(Galathea, Crustacea)*; eigene Beobachtungen an *Buccinum* und *Limnea*). Sie hat uns auf die Suche nach Ausmass, Gesetzmässigkeiten und Ursachen allometrischen Wachstums geführt. Schon 1933 mag die gleiche Situation Teissier bei der Frage nach der cerebro-pallialen Allometrie juveniler bis adulter Decapodenformen Pate gestanden haben. Er hat nach Messungen von Mantellänge und Hirndurchmesser an ungleich grossen Individuen postuliert, dass die Zunahme der zweiten Grösse der ersten nur in einer Potenz von 0.7 bei *Loligo vulgaris* und 0.48 bei *Sepia officinalis* folgt. Er hielt daran fest, dass die Allometrie einfach, d. h. über die ganze Zeitspanne der untersuchten Exemplare konstant sei. Der französische Autor hat zwar frischgeschlüpfte Tiere der Species *Sepia officinalis* mit in die Untersuchung einbezogen, hat es aber unterlassen, auch Werte von Kalmarlarven zu publizieren.

Die Extrapolation der Messwerte von TEISSIER zurück in die frühe postembryonale Phase ermöglicht theoretisch das Aufstellen hypothetischer Hirngrössen von Larven. Die Differenz dieser Grösse zu unserer tatsächlich gemessenen bringt eine nicht „einfache" Allometrie ans Tageslicht. Sie führt uns zurück zu der eingangs gemachten Feststellung (p. 1075), wonach bei einfachen Allometrien beschleunigtes oder verzögertes Wachstum der einen Komponente zu Unregelmässigkeiten in der Regressionsgeraden führen kann.

Ohne dass wir die Wachstumskorrelation in der ganzen postembryonalen Lebenszeit dokumentieren können, — wir verfügen im Moment von keiner Species über genügend Juvenilstadien —, halten wir es für wahrscheinlich, dass das weitere Wachstum des larvalen Gehirns, gemessen am Gesamtwachstum der Larve, wesentlich stärker negativ allometrisch verläuft als das späterer Stadien.

Über die Ursachen von Allometrien herrschen zum Teil sich widersprechende Auffassungen. Schon GALILEI (1718) betont, dass unterschiedlich grosse Tiere gleicher Species aus funktionalen Gründen verschieden proportioniert sein müssen, weil grosse Tiere im Verhältnis zum Körpervolumen geringere Oberflächen besitzen als kleinere. Dem steht die Ansicht von DINNENDAHL und KRAMER (1957), RÖHRS (1961) u. a. nahe, wonach Allometrien der Ausdruck funktionalerAnpassung seien. Dagegen hält HUXLEY (1932) Allometrien als in Ontogenese und Phylogenese a priori wirksame Prinzipien.

Die Gegensätzlichkeit der Auffassungen wiederspiegelt deutlich die enormen Schwierigkeiten, welche die Zerlegung allometrischer Gesetzmässigkeiten in eine phylogenetische und eine funktionale Komponente bereitet. Nur durch die intensive Bearbeitung einer lückenlosen Reihe von Stadien, auch embryonalen, wäre es uns möglich, überhaupt an eine diesbezügliche Interpretation zu denken.

Die Untersuchung von Proportionsverhältnissen im Zentralnervensystem embryonaler Cephalopoden kann Aufschluss geben über intracerebrale Prioritäten der Ontogenese einzelner Loben. Die Frage, ob Prioritäten aufgrund funktionaler Bedürfnisse auftreten oder aber Ausdruck phylogenetischer Gesetzmässigkeiten sind, ist wegen der Verschränkung dieser beiden (und zweifellos noch anderer) Ursachen unrichtig gestellt. Wir können lediglich vermuten, dass zuweilen die eine Komponente einen stärkeren selektiven Druck ausübt als die andere. Es wird uns aber nie gelingen, intraspezifische Proportionsunterschiede verschiedener Stadien auf diese oder jene Ursache zwangsläufig zurückzuführen, solange wir nicht vollständig im Bilde sind über den cerebralen Ontogeneseverlauf und die Biologie naher Verwandter der untersuchten Art.

Viele benthische Octopoden sorgen durch frühschlüpfende Larven, welche zum Teil Wochen frei schwimmend im Plankton verbringen, für ihre Artverbreitung. Dadurch wird ein starker selektiver Druck in Richtung auf ein gutes Schwimmvermögen der Larve ausgeübt. Unsere drei Octopoden schlüpfen als mehr oder weniger primitive Larven aus, mit zahlreichen transitorischen Organen

versehen. Ihre zu diesem Zeitpunkt überdimensionierten Zentren der Schwimmmotorik (Lobus pallio-visceralis und Basalloben) entsprechen der Notwendigkeit der Artverbreitung. Erst wenn diese Situation auch bei adultnah schlüpfenden (grosseiigen, MANGOLD, 1966) Species benthischer Octopoden untersucht wird, welche unverzüglich die endgültige, bodennahe Lebensweise aufnehmen, kann vielleicht festgestellt werden, wieweit es sich dabei tatsächlich um eine funktionale Anpassung handelt (Abb. 20-22).

Ist die relativ gut entwickelte Schwimmotorik frischgeschlüpfter Octopodenlarven möglicherweise durch Anforderungen des frühen postembryonalen Lebens verursacht, so halten wir die überdimensionierte Entwicklung des sensiblen Tastzentrums (Lobus frontalis inferior) der Larven von *Argonauta argo* eher als zur Hauptsache phylogenetischen Ursprungs. Das „Papierboot" gilt als ein von benthischen Octopoden hergeleiteter, in Bezug auf Brutpflege hochspezialisierter Polyp, (NAEF, 1928). Die sekundäre Schale ermöglicht ihm trotz pelagischer Lebensweise eine Brutpflege. Er orientiert sich mehrheitlich visuell; das Tastsinneszentrum adulter Tiere erreicht nicht annähernd Grösse und Leistungsfähigkeit bodennah lebender Octopoden, (WIRZ, 1959). Trotzdem ist im Schlüpfmoment der untere Frontallobus mindestens ebensogross wie bei seinen benthischen Verwandten. Es scheint, dass *Argonauta*larven eine Situation benthischer Vorfahren ontogenetisch rekapitulieren.

Die Zentren höchster cerebraler Leistung — Lobus verticalis und Lobus subfrontalis — sind bei allen untersuchten Formen erst wenig entwickelt. Das entspricht durchaus ihrem geringen phylogenetischen Alter. Der Lobus brachialis gehört in die gleiche Gruppe neugebildeter Strukturen, welche sich postembryonal, gemessen am Gesamthirn, allometrisch positiv entwickeln.

Wir wissen seit BOYCOTT und YOUNG, dass die optischen Ganglien sehr eng mit der Aktivität der Loben des Verticalissystems korreliert sind. Sie sind in ihrer heutigen Struktur (als Sinnes- und Assoziationszentren) ebenso wie die ihnen übergeordneten Integrationszentren als abgeleitet zu betrachten. Bei acht Arten haben wir im Schlüpfzustand unterdimensionierte, bei nur zwei (*Sepia officinalis* und *Rossia* spec.) überdimensionierte optische Ganglien gemessen. Wir führen den zweiten Fall auf mindestens drei Ursachen zurück: Den relativ späten Schlüpfmoment, das, gemessen an anderen Sepioiden, geringe Adultvolumen und schliesslich — als funktionale Adaptation — den Zwang zu baldiger Nahrungssuche.

Die Sepioiden sind, was ihre Ganglienrelationen im Schlüpfstadium betrifft, eine sehr uniforme Gruppe. Die Grösse ihrer interspezifischen Proportionsunterschiede ist vermutlich weniger auf verschiedene funktionale Bedürfnisse als vielmehr auf den von Art zu Art etwas variierenden Zeitpunkt ihres Ausschlüpfens zurückzuführen. Bei allen Sepioiden sind die höheren motorischen Zentren, das primäre sensorische Tastzentrum und der Pedallobus mehr oder weniger über-

dimensioniert. Wir sind aber nicht in der Lage, aus den cerebralen Proportions diagrammen (Abb. 23-25) irgendeine spezifisch larvale Anpassung zu ersehen wie das bei Octopodenlarven mit der Schwimmotorik der Fall ist. Der Lebensmodu der spät schlüpfenden Sepioidea wird sich im Gegensatz zu dem der Larver benthischer Octopoden ja nicht mehr wesentlich ändern.

Die Teuthoidenlarven haben beide die gleichen Loben unterdimensionier wie die Sepioiden, verfügen aber zudem über ein sehr gering entwickeltes optische Ganglion. Das ist ein Charakteristikum frühschlüpfender Larven, welches be Teuthoiden (mit sehr grossen optischen Adultvolumen) besonders deutlic hervortritt. *Loligo vulgaris* und *Alloteuthis media* nehmen bereits als Larven in Pelagial die Lebensweise adulter Kalmare auf. Kein Anzeichen im Gehirn weis deutlich darauf hin, dass spezifische Eigenschaften ausgebildet wären, die nich auch beim Adulttier vorkommen. Die Proportionsunterschiede zu Sepioiden sin lediglich die Folge des frühen Schlüpfmomentes (Abb. 26+27).

Die Volumenbeziehung zwischen den primären sensiblen und den über geordneten assoziativen Zentren ergibt nach WIRZ (1959) ein Mass der Cere bralisationshöhe. Die drei höchstcerebralisierten Arten unserer Reihe — *Octopu vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Sepia officinalis* — zeigen diese Evolutionstenden schon im Schlüpfmoment deutlich, relativ unabhängig davon, ob sie als Larve schlüpfen oder als adultähnliche Jungtiere.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Nervensystem frischgeschlüpfter Stadien von zehn mediterranen Cephalo podenarten wird mit Hilfe einer eigens angefertigten optischen Integrationsplatt im Punktzählverfahren ausgemessen. Die absoluten und relativen Volumin von zehn Gehirnloben und fünf peripheren Ganglien sind für intra- und inter spezifische Vergleiche zusammengestellt. Der Vergleich von Schlüpfstadium un Adultform lässt Prioritäten in der cerebralen Ontogenese der drei Ordnunge feststellen:

Octopoda. Bei den Larven von *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* und *Argonauta argo* sind der Pallioviscerallobus und die höheren motorischen Zentren durchweg relativ grösser als bei den entsprechenden Adultformen. Diese Überdimensionie rung wird mit der Schwimmotorik während der planktontischen, (früh post embryonalen) Lebensphase dieser drei Arten in Verbindung gesetzt. *Argonauta* Larven haben im Schlüpfmoment einen stark überdimensionierten Lobus frontali inferior, (primäres taktiles Sinneszentrum). Dieser Sachverhalt ist vielleich weniger funktional, sondern eher phylogenetisch bedingt und wird als onto genetische Rekapitulation einer Situation benthischer Vorfahren verstanden

Sepioidea. Die Sepioiden sind im allgemeinen relativ grosseiige und adult-hnlich schlüpfende Formen; dennoch sind die intracerebralen Proportionen m Schlüpfstadium vom endgültigen Zustand noch weit entfernt. Die höheren notorischen Zentren und der Lobus pedalis sind durchwegs überdimensioniert, ei *Sepia officinalis* und *Rossia* spec. sind überdies die optischen Ganglien grösser ls beim geschlechtsreifen Tier.

Teuthoidea. Die schlüpfreifen Teuthoidenlarven haben die gleichen Gehirn-bschnitte gering entwickelt wie die Sepioiden — Lobus verticalis, Lobus rachialis und Lobus pallio-visceralis —, lediglich das optische Ganglion ist edeutend kleiner, was als Charakteristikum frühschlüpfender Larven gelten ann.

Der interspezifische Vergleich der höheren assoziativen Zentren hat rwartungsgemäss ergeben, dass diese phylogenetisch jüngsten Strukturen – zusammen mit dem Brachiallobus — im Schlüpfstadium generell stark unter-ntwickelt sind.

Die Errechnung des Cerebralisationsindex nach WIRZ (1959) zeigt, dass die rei adult höchstcerebralisierten Arten unserer Reihe, *Octopus vulgaris*, *Eledone irrosa* und *Sepia officinalis* unabhängig von ihrem Schlüpfzustand auch schon n Schlüpfmoment die höchsten Indices aufweisen.

RÉSUMÉ

Le système nerveux d'animaux fraîchement éclos de dix espèces de Céphalo-odes méditerranéens a été mesuré à l'aide d'un oculaire d'intégration. Les olumes absolus et relatifs de dix lobes du système nerveux central (cerveau) de cinq ganglions périphériques ont été calculés. La comparaison des cerveaux es Céphalopodes nouveau-nés avec ceux des adultes met en évidence l'existence e priorités dans l'ontogénèse cérébrale.

Octopodes. Chez les trois espèces examinées, *Octopus vulgaris*, *Eledone rrosa* et *Argonauta argo*, le lobe palléo-viscéral et les centres moteurs supérieurs ont relativement plus grands chez les larves que chez les adultes. Ce dévelop-ement assez important est mis en relation avec l'activité permanente (natation) ı'exige la phase larvaire planctonique. Au moment de l'éclosion *Argonauta* distingue par un lobe frontal inférieur (centre primaire du sens tactile) remar-ıablement grand par rapport à celui de l'animal adulte. L'interprétation de ce it nous semble donnée par la phylogénèse plutôt que par la fonction; il s'agirait une récapitulation ontogénique d'un état d'ancêtres benthiques.

Sépioidés. Les Sépioidés qui quittent les œufs, de grande taille, ressemblent ut à fait aux adultes. Cependant, les dimensions relatives des divers lobes du

cerveau sont très différentes. Par toutes les espèces examinées, les centres moteur supérieurs et le lobe pédieux sont plus volumineux chez les jeunes que chez le adultes. Il en est de même pour les lobes optiques de *Sepia officinalis* et de *Rossia* sp

Teuthoidés. Chez les larves des Teuthoidés, toutes issues de petits œufs, nou trouvons les mêmes proportions des lobes comme chez les jeunes Sépioidés développement important des centres moteurs supérieurs et du lobe pédieux faible développement des centres d'intégration. Il existe cependant une impor tante différence: chez les Teuthoidés, les lobes optiques sont très petits — fai qui caractérise les espèces à éclosion précoce (courte durée d'incubation).

La comparaison interspécifique des centres d'association démontre qu ces structures qui sont phylogéniquement les plus récentes sont, de manièr générale, faiblement développées au moment de l'éclosion. Il en est de mêm pour le lobe brachial.

Les indices cérébraux des animaux nouveau-nés ont été calculés d'aprè la méthode employée par Wirz (1959) chez les adultes. Les trois espèces les plu hautement cérébralisées à l'état adulte, *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* e *Sepia officinalis*, le sont déjà au moment de l'éclosion, indépendamment d moment où celle-ci se produit.

Summary

The nervous system of ten Mediterranean species of Cephalopods (newl hatched) is measured with a specially made integration-eyepiece. The absolut and relative volume of ten brain lobes and five peripheral ganglia are presente for intra- and interspecific comparisons.

If we compare newly hatched stages with the adults, we can recognize prior ities in the cerebral ontogenesis of the three following systematic orders:

Octopoda. The palliovisceral lobe and the higher motor centres are a relatively larger than in the corresponding adults. This may be related to th swimming activity during the planktonic (early postembryonic) phase of thes three species, (*Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa* and *Argonauta argo*). This swim ming is necessary for the spreading of the species. The larvae of *Argonauta arg* have an extremly large inferior frontal lobe, (primary center of tactile discrim nation), at the moment of hatching. This may be simply a structural recapitu lation of an ancestral pattern, (benthic octopods were the ancestors of *Argonaut argo*).

Sepioidea. In general the Sepioids are animals with relatively large egg Newly hatched animals resemble the adult form, though, at this moment th intracerebral proportions are still a long way from there final state. Generall

the higher motor centers are larger, in addition the optic lobes are observed to be enlarged in *Sepia officinalis* and *Rossia sp.*

Teuthoidea. In *Teuthoids* as in *Sepioids* the same lobes are relatively small at he moment of hatching-vertical lobe, brachial lobe and pallio-visceral lobe. An exception is the optic lobe, which is much less developed in Teuthoids. This s a characteristic of early hatching larvae.

As might be expected, comparison of higher associative centers (vertical and ubfrontal lobes) shows that structures modern in terms of phylogeny are generally little developed. This is true of the brachial lobe too.

We calculated the indices of cerebralisation following WIRZ (1959). *Octopus ulgaris*, *Eledone cirrosa* and *Sepia officinalis* are the three highest cerebralized pecies. They show the highest indices at the moment of hatching, regardless f their state of development.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

bucc	Arteria buccalis
bp-pv	Connectivum basale posterius-palliovisceral
bs-br	» buccale superius-brachiale
fi-br	» frontale inferius-brachiale
ib	» interbuccale
so	Commissura supraösophagealis des Lbr
g	Dottergang
bi	Ganglion buccale inferius
gt	» gastricum
op	» opticum
sr	» subradulare
st	» stellare
ac	Lobus accessorius
ba	» basalis anterior
bp	» basalis posterior
br	» brachialis
bs	» buccalis superior
fi	» frontalis inferior
fs	» frontalis superior
pd	» pedalis
pv	» pallio-visceralis
sf	» subfrontalis
sv	» subverticalis
v	» verticalis
ax	Maxilla
ai	Nervus antorbitalis inferior
as	» » superior
br I-IV	» brachialis

Nc	Nervus collaris
Nca	» capsulae hepaticae anterior
Ncp	» » » posterior
Ni	» infundibuli anterior
Nii	» interbrachialis inferior
Nim	» infundibuli medianus
Nip	» » posterior
Nmax	» maxillaris
Nmi	» muscularis inferior
Nms	» » superior
Noa	» oculomotorius anterior
Noia	» ophthalmicus inferior anterior
Noip	» » » posterior
Nop	» oculomotorius posterior
Nopi	» ophthalmicus inferior
Nopp	» » superior posterior, Radix posterior
Noppa	» » » » » anterior
Nosa	» » » anterior
Np	» pallialis
Nph	» pharyngicus
Npm	» musculi adductoris pallii mediani
Nrca	» retractoris capitis anterior
Ns	» staticus
Nstg	» stomatogastricus
Nv	» visceralis
Nva	» venae cavae anterior
Oes	Oesophagus
Pbp-pd	Pons basalis posterior-pedalis
Pbp-pv	» » » -pallio-visceralis
Rad	Radula
Spd	Speicheldrüse
Spg	Speichelgang
Stc	Statocyste
T	Tentakel

LITERATUR

BOBRETZKY, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Nachr Ges. Freunde Naturkennt. Moskau, 24: 1-73. (Russisch).

BOYCOTT, B. B. 1961. *The functional organization of the brain of the cuttlefish Sepi officinalis.* Proc. R. Soc. (B) 153: 503-534.

— and J. Z. YOUNG. 1955. *A memory system in Octopus vulgaris Lamarck.* Proc R. Soc., (B) 143: 449-480.

CHÉRON, J. 1866. *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des céphalopode dibranchiaux.* Ann. Sci. nat. Zool. (5) 5: 5-122.

CUVIER, C. 1817. *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques.* Paris

DIETL, M. J. 1878. *Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere.* I *(Cephalopoden, Tethys.)* S. ber. Akad. Wiss. Wien, 77: 481-532.

DINNENDAHL, L. und G. KRAMER. 1957. *Über grössenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen.* J. Ornith. 98 (3): 282-312.

FAUSSEK, V. 1900. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitt. zool. Staz. Neapel 14: 83-238.

FIORONI, P. 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. suisse Zool. 71: 777-803.

— 1970. *Die organogenetische und transitorische Rolle der Vitellophagen in der Darmentwicklung von Galathea (Crustacea, Anomura).* Z. Morph. Tiere 67: 263-306.

— und A. PORTMANN. *Zur Morphogegnese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobranchia).* Rev. suisse Zool. 75: 833-882.

GAHM, J. 1968. *Ein Revolverokular zur Bestimmung von Längen, spezifischen Oberflächen und prozentualen Volumenanteilen.* Zeiss Informationen, Heft 70: 138-143.

GALILEI, G. 1718. *Discorsi e dimonstratione matematiche Opere.* T. II, Firenze.

GRAY, J. A. B. 1960. *Mechanically excitable receptor units in the mantle of the octopus and their connexions.* J. Physiol. 153: 573-82.

HANSTRÖM, B. 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere.* J. Springer, Berlin.

HUXLEY, J. 1932. *Problems of relative growth.* Methuen & Co., London.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER. 1909. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.* G. Fischer, Jena. Neue Auflage.

LANKESTER, E. R. 1875. *Observations on the development of the Cephalopoda.* Quart. J. micr. Sci. 15: 37-47.

MANGOLD, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.* Vie. Milieu, Suppl. N° 13.

— 1966. *Taille des œufs et phase postembryonnaire chez les Céphalopodes.* Documenta Geigy, Nautilus 1.

— und P. FIORONI. 1971. *Die Sonderstellung der Cephalopoden.* Zool. Jb. (Syst.). 97: 522-631.

MEISTER, G. i.V. *Die Organogenese von Loligo vulgaris Lam. (Mollusca, Cephalopoda, Teuthoidea, Myopsida, Loliginidae).* Rev. suisse Zool.

NAEF, A. 1921-1928. *Die Cephalopoden.* In: *Fauna e Flora del Golfo di Napoli.* Monogr., 35. (2 Bände). Friedländer, Berlin.

PFEFFERKORN, A. 1915. *Das Nervensystem der Octopoda.* Z. Zool. 114: 425-531.

RÖHRS, M. 1961. *Allometrieforschung und biologische Formanalyse.* Z. Morph. Anthrop. 51 (3): 289-321.

STEINACH, E. 1901. *Über die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden.* Pflüg. Arch. Ges. Physiol. 87: 1-37.

TEISSIER, G. 1933. *Sur la croissance du système nerveux central chez les Céphalopodes.* C. R. Soc. Biol. 112: 777-779.

THORE, S. 1933. *Beiträge zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie des zentralen Nervensystems der dibranchiaten Cephalopoden.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 17 (3): 313-506.

USSOW, M. 1881. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Arch. Biol. 2: 553-635.

VIALLETON, M. L. 1885. *Les centres nerveux des Céphalopodes.* C. R. Acad. Sci. Paris 101: 1016-1018.

WELLS, M. J. 1959. *A touch-learning centre in Octopus.* J. exp. Biol. 36: 590-612

— 1962. *Brain and behaviour in Cephalopods.* Stanford, Calif., Stanford Universit Press.

WIRZ, K. 1959. *Etude biométrique du système nerveux des Céphalopodes.* Bull. biol 93: 78-117.

YOUNG, J. Z. 1962. *The retina of cephalopods and its degeneration after optic nerv section.* Philos. Trans. B. 245: 1-18.

— 1963. *The number and sizes of nerve cells in octopus.* Proc. zool. Soc. Lond 140: 229-54 .

— 1964. *A Model of the Brain.* Oxford, Clarendon Press.

ZUEV, G. V. 1966. *Functional basis of the exterior structure in Cephalopods.* Kiev, Nauk Dumka. 140 pp. (russisch).

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 58: 1123-1194 — Décembre 1971

Die Plecopteren Pictets und Burmeisters, mit Angaben über weitere Arten *(Insecta)*

von

Peter ZWICK
Aus der Limnologischen Flussstation Schlitz des Max-Planck-Instituts für Limnologie

Mit 11 Abbildungen

INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG

Die Erforschung der Plecoptera nahm einen außergewöhnlichen Aufschwung, als 1841 der Genfer Gelehrte F. J. PICTET im Zuge einer „Monographie des Névroptères“ seine reich farbig bebilderte Abhandlung über die „Famille des Perlides“ vorlegte. Diese Publikation (im speziellen Teil kurz „Perlides“ zitiert),

war die letzte und bedeutendste systematische Bearbeitung aller bekannten Steinfliegen-Arten; einige kleinere, aber z.T. ebenfalls sehr bedeutende Veröffentlichungen des gleichen Autors waren ihr vorausgegangen (PICTET, 1832, 1833, 1835 — zu letzterer siehe p. 1133). Mit erstaunlicher Sicherheit hatte PICTET Ordnung in die ihm vorliegende Formenvielfalt gebracht und die Arten in eine Reihe von Gattungen und Untergattungen gestellt, die sich später zum großen Teil als phylogenetische Einheiten erwiesen.

PICTET ist die Bedeutung seines Opus sicher bewußt gewesen; sein Buch enthält eine Statistik, in der er betont, daß von den 128 seinerzeit bekannten Arten (darunter 28 „unsichere Arten", wie heute rund 20% aller nominellen Arten) nicht weniger als 64 valide Spezies erstmals von ihm beschrieben worden seien. Die Gesamtzahl der von F. J. PICTET benannten Plecopteren-Arten beläuft sich auf 73; er kannte Vertreter von 10 der heute unterschiedenen 15 Familien. Man bekommt einen besseren Eindruck von der Leistung PICTETS, wenn man sich vergegenwärtigt, daß in der kurz zuvor veröffentlichten Bearbeitung der Gruppe durch BURMEISTER (1839) nur 26 Arten enthalten waren.

F. J. PICTETS Buch blieb über viele Jahrzehnte hin das Standardwerk der Plecopterenkunde. Daß es allmählich doch an Bedeutung verlor, veraltete, liegt nicht nur an der Flut der neu entdeckten Arten (man zählt heute mehr als 1500 sichere Plecopterenarten in aller Welt), sondern vor allem an der Einführung einer neuen Untersuchungsmethodik, der Analyse der Geschlechtsmerkmale. War bis dahin die Bestimmung vieler, vor allem kleiner oder unscheinbarer Arten ein kaum reproduzierbares Kunststück einzelner Spezialisten mit geschultem systematischem Gefühl gewesen, wurde sie nun beliebig wiederholbare und überprüfbare Wissenschaft. Dabei zeigte sich sehr rasch, daß die neue Methode dem „Fingerspitzengefühl" des Spezialisten um Größenordnungen überlegen war, da sie viel feiner differenzierte als jenes: die Serien von neuen, nur an Genitalmerkmalen unterscheidbaren Arten allein bei europäischen Nemouriden (z.B. MORTON, 1894; RIS, 1902) und Leuctriden (z.B. KEMPNY, 1898, 1899) zeigten das genügend. Heute gibt es wohl selbst unter den größten und auffallendsten Plecopteren keine Gruppe mehr, in der eine verläßliche Artbestimmung ohne Genitaluntersuchung durchgehend möglich wäre.

Angaben über diese eminent wichtigen, ja, häufig allein relevanten Genitalmerkmale aber findet man bei PICTET nur ausnahmsweise; er hatte ihnen keine Beachtung geschenkt und mitunter sogar, wie auch andere Autoren seiner Zeit, die Geschlechter verwechselt. Die Frage, ob eine bestimmte, nur an den Geschlechtsorganen von anderen, ähnlichen zu unterscheidende Art neu oder bereits von PICTET benannt worden sei, ist deshalb anhand von PICTETS Veröffentlichungen in der Regel nicht zu beantworten. Die umfangreichen Erwägungen, die um die Jahrhundertwende über die Identität neu definierter Spezies mit nominellen Arten PICTETS angestellt wurden, waren meist fruchtlos. Mehrfach

wurde auch PICTETS Sammlung im Museum Genf zu Rate gezogen, meist jedoch ohne besonderen Nutzen, da an den genadelten Tieren die Genitalien kaum erkennbar waren.

Erst AUBERT hat 1945 (publiziert 1947) endlich die notwendigen Präparate ungefertigt. Allerdings berücksichtigte er nur PICTETS eigene Sammlung in Genf, n der sich lediglich ein Teil der Typen, v.a. jene mitteleuropäischer Arten, befinden konnte. Unbearbeitet blieben die von PICTET studierten Sammlungen verschiedener Museen, in denen die Typen zahlreicher exotischer Arten aufbewahrt werden, aus denen sich das Gros der heute nicht mehr deutbaren Namen PICTETS ekrutiert. Die letzte Zusammenstellung der rezenten Plecoptera (ILLIES 1966) zählt nicht weniger als 29 von PICTET vergebene Namen unter den unsicheren Arten auf. Aber auch für die 35 dort als gültig und die als Synonyme geführten Namen PICTETS ist bisher in keinem einzigen Falle in der von den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur klar vorgeschriebenen Weise eine Typenfestlegung erfolgt.

Es scheint daher wünschenswert, das noch erhaltene Material nomineller Arten F. J. PICTETS, seines Sohnes A. E. PICTETS (der die Sammlung vom Vater übernahm und weiterführte, selbst aber nur 4 neue Plecopteren benannte) und C. H. BURMEISTERS, dessen Sammlung PICTET revidiert und in der er mehrere Neubenennungen vorgenommen hat, aufzusuchen und kritisch zu bearbeiten. Dabei war es wiederholt notwendig, ähnliche Arten anderer Autoren mit zu berücksichtigen und ggfs. neu gegen PICTETsche Arten abzugrenzen.

Zu diesem Zweck wurde eine Untersuchung des gesamten, im Museum Genf ufbewahrten Plecopterenmaterials vorgenommen, die Herr Dr. B. Hauser rmöglicht und immer wieder gefördert hat, wofür ich ihm herzlich danke. Bei ieser Arbeit hat meine Frau mir wichtige Hilfe geleistet, ich möchte ihr ebenso neinen Dank aussprechen wie jenen Damen und Herren, die mir Material ausgeliehen oder sich um die Auffindung verschollener Typen bemüht haben, nämlich Frau Dr. S. Kelner-Pillault (Paris) und die Herren Dr. V. Aellen (Genf), Dr. D. C. Geijskes (Leiden), Dr. K. K. Günther (Berlin), Prof. Dr. O. Hüsing (Halle), S. G. Jewett (Portland), Dr. A. Kaltenbach (Wien), Dr. D. E. Kimmins (London), Dr. M. Meinander (Helsinki), Dr. P. I. Persson (Stockholm), Dr. W. Sauter (Zürich) und Prof. Dr. H. Weidner (Hamburg). Herzlich danke ich auch Dr. C. G. Froehlich (São Paulo), der sich mit der Publikation meiner Befunde an südamerikanischen Typen auch da bereitwillig einverstanden erklärt hat, wo er selbst sie zuvor untersucht hatte.

ALLGEMEINER TEIL

Das Material, das C. H. BURMEISTER bei seiner Bearbeitung der Plecopter im „Handbuch der Entomologie" (1839) vorgelegen hat, müßte sich nach HORN und KAHLE in der Sammlung des Zoologischen Instituts und Museums in Hall befinden. Der größte Teil seiner Typen wird dort tatsächlich aufbewahrt und is in recht gutem Zustand. Es handelt sich um nur wenige Tiere, die in einer Zigarrenschachtel Platz finden, in der sie neben den handschriftlichen Originalzettel BURMEISTERS steckten (Handschriftenvergleich nach HORN und KAHLE). I einigen Fällen war es bei der Einordnung von Material, das frühere Untersuche entliehen hatten, zur Vertauschung von Tieren innerhalb des Kastens gekommen diese Irrtümer konnten alle geklärt und berichtigt werden. Um ähnliche Fehle künftig auszuschließen, wurden die Zettel jetzt an den Nadeln der Tiere selbs befestigt und zweite und dritte Exemplare der gleichen Art mit Abschriften de Originaletiketten versehen. BURMEISTER hat offenbar seine gesamte Sammlun PICTET zur Verfügung gestellt, der das Material revidierte; an mehreren Exemplaren befinden sich Zettel, die BURMEISTER offenbar nach Angaben PICTET angebracht hat.

Einige der Tiere nahmen nicht wie der Hauptteil des Materials den Weg au Genf zurück nach Halle, sondern wurden zusammen mit anderen Exemplaren die PICTET selbst dort entliehen hatte, an das Zoologische Museum Berlin gesand (das alles offenbar ohne nennenswerten Transportschaden im Zeitalter der Postkutsche!) und befinden sich noch heute dort. Nur 2 Typen BURMEISTERS müsse als verloren gelten.

F. J. PICTET hatte in seinen ersten Publikationen über Plecopteren ausschließlich Material bearbeitet, das er in der näheren und weiteren Umgebun Genfs gesammelt hatte. Die Monographie (1841) behandelte neben Exemplare seiner eigenen Sammlung Leihgaben der großen Museen in Berlin, Paris un Wien, ferner der Sammlungen Selys Longchamps und des Museums von Neuchâtel sowie einzelne Exemplare, die PICTET von Audinet-Serville und de Borr erhalten hatte.

Das Schicksal der einzelnen Sammlungen ist unterschiedlich, am problematischsten ist jenes von PICTETS eigener Sammlung, die sich heute in Gen befindet. Für sie gilt in vollem Maße, was PICTET (Perlides: 187) mit Bedauer über das Material LINNÉS geäußert hat: „... et l'on sait que plusieurs individus d la collection de Linné ont été renouvelés, et qu'en conséquence, pour les famille d'une conservation aussi difficile que les Perlides, elle a perdu de son authen

ticité." Nach dem Tode F. J. PICTETS (1872) blieb seine Sammlung im Besitz der Familie und wurde von seinem Sohn A. E. PICTET weitergeführt. A. E. PICTET selbst hat nur eine Arbeit über Plecopteren Spaniens veröffentlicht, das darin beschriebene Material wurde der alten Sammlung zugefügt und AUBERT (1947) hat nachgewiesen, daß es durch die Vermengung beider Sammlungen bei späteren Untersuchern zu Mißverständnissen gekommen ist.

E. PICTET verstarb 1879; erst viel später gelangte die Sammlung durch Schenkung an das Genfer Museum. Unter der Nummer 620/48 (diese Ziffern-Kombination kennzeichnet die „Coll. Pictet") findet sich am 4. Februar 1892 der Katalogeintrag „Collection de Neuroptères de M. Ed. Pictet piqués Indigènes et exotiques donnée par Me. Camille Pictet 1887". Der Eingang einer der bedeutendsten Neuropteren-Sammlungen dieser Zeit wurde also erst mit fünfjähriger Verspätung vermerkt — das läßt ahnen, wieviel Sorgfalt man der Sammlung damals hat angedeihen lassen. Vermutlich zu dieser Zeit ist das Material beider PICTETS einheitlich etikettiert worden nach folgendem Schema: 620 Ortsangabe 48 Landesangabe Coll. Pictet.

Diese Sammlung füllte zuletzt zusammen mit Plecopteren der Serien 600/81 (lt. Katalogeintrag von 1892 „Insectes divers piqués div. pays Ancienne Collection du Musée"; des öfteren ist eine „Coll. Buss." genannt) und 620/52 (Material von Frey-Gesner, lt. Katalog) und 620/57 („ach. à Paul") 7 mittelgroße Insektenkästen. Syntypen PICTETscher Arten dürfen also nur unter der Nummer 620/48 erhofft werden, allenfalls noch unter 600/81. Daß aber keineswegs alle als „Coll. Pictet" bezettelten Exemplare wirklich von PICTET stammen müssen, zeigt folgendes Beispiel: bei *Nemoura brevistyla* Ris steckte das Genitalpräparat eines ♂ von *Protonemura risi* (Jacobson und Bianchi) mit dem Etikett „620 Brezon 48 France Coll. Pictet", darüber aber ein handgeschriebener Zettel „*Nem. cinerea* Brezon 12, Juni 1889" — also ein lange nach dem Tode auch des jüngeren PICTET gesammeltes Tier, das unbesehen als PICTET-Material bezettelt wurde.

Die Sorglosigkeit, die sich in diesem Verfahren kundtut, scheint auch den ersten Untersuchern eigen gewesen zu sein. MORTON (1894) deutet an: „A few years ago, Mr. ALBARDA determined the Perlidae; and the Nemourae, as I understand, now represent little than the views of that author." Schwere Schäden durch *Anthrenus* kamen hinzu und führten MORTON zu dem Schluß, die Sammlung enthalte nur wenige Stücke, die wirklich als Typen anzusprechen seien. Übergroße Vorsicht dagegen ließ RIS (1902) von einer sachgemäßen und gründlichen Untersuchung der alten Typen absehen: „Auf erneute Untersuchung... verzichtete ich, da selbstverständlich eine Zerstörung derselben durch unsere Präparationsmethode ausgeschlossen war..." — gemeint ist die Anfertigung von mikroskopischen Dauerpräparaten!

RICKER, der die Reste der Sammlung PICTET ebenfalls durchsah, steckte eine Reihe von roten Typenzetteln in die Kästen, jedoch mitunter auf eigener

Nadel zwischen mehrere Tiere, nicht, wie vorgeschrieben, ein einzelnes Individuum bezeichnend; auch unterblieb die obligate Veröffentlichung der Typenfestlegungen. Es ist AUBERT zuzustimmen, wenn er (1947) feststellt, die Etikettierung RICKERS sei, auch wo sie tatsächlich Syntypen gegolten habe, ohne nomenklatorische Bedeutung. Was AUBERT, der durch Anfertigung von Präparaten auch viele kleine Formen der Untersuchung zuführte, daran hinderte, eine vorschriftsmäßige Typenkennzeichnung vorzunehmen, wissen wir nicht, denn er äußert nur „Je me suis abstenu de choisir des lectotypes". Vielleicht erklären seine Résumés über die Leuctriden („... montrent que cet auteur n'avait pas su distinguer les *Leuctra*, à l'exception peut-être de *cylindrica* de Geer...") oder Nemouriden („PICTET a confondu ces espèces à un tel point qu'on ne peut se fonder ni sur ses diagnoses ni sur sa collection pour les définir") seine Resignation.

Wenn trotz dieser wenig vielversprechenden Situation der jahrzehntelang aufgeschobene und umgangene Versuch unternommen wurde, Typenmaterial in der Genfer Sammlung wieder aufzufinden, dann in der Hoffnung, die alte Ordnung anhand der Etikettierung wieder so weit als möglich zu rekonstruieren, denn außer den beschriebenen Etiketten tragen viele Exemplare weitere Zettel mit Nummern, Abkürzungen usw. Besondere Anhaltspunkte hierfür schienen grüne Zettelchen mit gedruckten schwarzen Ziffern (187-288, Reihe lückenhaft) und gedruckte Etiketten „Musée de Genève" mit handschriftlich hinzugefügten Nummern (35 Tiere mit Zahlen zwischen 1 und 69 sind erhalten) zu bieten, die beide (mit je zwei Ausnahmen; Verwechslungen ?) nur bei Tieren der wichtigen Serien 600/81 und 620/48 anzutreffen sind. Sie erweckten die Hoffnung auf ergänzende Angaben in Katalogen und Eingangsbüchern, die aber leider enttäuscht wurden. Zwar führt das Museum neben dem oben erwähnten Katalog umfangreiche Eingangsbücher, in denen für jedes einzelne Objekt Name, Herkunft und Fundort vermerkt werden — doch sind sie für mehrere Jahre, die von der Schenkung 1887 bis zur Katalogisierung 1892 einbegriffen, nicht aufzufinden.

Das Museum Wien hat nicht viele PICTET-Typen besessen, die heute nicht mehr alle erhalten oder aufzufinden sind. Soweit die Tiere vorhanden sind, geht ihr Typen-Status aber eindeutig aus der Bezettelung hervor. Die reichste Sammlung PICTETscher Plecopterentypen befindet sich heute in Berlin, fast alle von PICTET genannten Exemplare sind noch vorhanden und nur in wenigen Fällen sind alte Fraßschäden zu beklagen. Alle Berliner Exemplare sind einheitlich etikettiert: auf den handschriftlichen Zetteln (umrandet, Papier je nach Herkunft des Materials weiß — Europa —, grün — Amerika —, blau — Asien —) steht der Artname, daneben oder darunter jener des Autors, unten links der Name des Sammlers, rechts der des Herkunftslandes (beides oft abgekürzt). Die Zettel sind nachträglich so zerteilt worden, daß Name und Fundort auf getrennten Abschnitten stehen.

Das gesamte einst in den Museen Paris und Neuchâtel befindliche Typen-naterial PICTETS ist verschollen (amerikanische Arten suchte bereits RICKER, 1938, vergeblich) und muß leider als verloren gelten.

SPEZIELLER TEIL

Im Folgenden werden innerhalb der einzelnen Familien bzw. Unterfamilien lie Gattungen und Arten in alphabetischer Reihenfolge unter ihren gültigen Namen aufgeführt. Auf das Originalzitat und Zitate von Synonymen (soweit sie hier interessieren; vollständige Synonymie-Listen und Hinweise auf weitere Literatur für alle Taxa bei ILLIES, 1966!) folgen Angaben über Typen, mitunter auch über weiteres untersuchtes Material, Bemerkungen zur Taxonomie und Nomenklatur. Verschiedentlich gebe ich Neubeschreibungen bisher nicht genügend bekannter Arten, im übrigen bei exotischen oder solchen europäischen Pleco-pteren, die in den mitteleuropäischen Faunen (AUBERT, 1959; DESPAX, 1951; HYNES, 1967; ILLIES, 1955, 1963a) nicht behandelt werden, Hinweise auf moderne Beschreibungen.

Bei der Wiedergabe der Bezettelung werden die Texte verschiedener Eti-ketten durch Schrägstriche getrennt; wo nötig, stehen in Klammern ergänzende Angaben, z.B. über Farbe oder Form der Zettel und die Art ihrer Beschriftung: H: bedeutet Handschrift; D: Druck oder Stempeldruck. Lectotypus Z steht für meine roten, handschriftlichen Etiketten, mit denen in einheitlicher Weise Typen-kennzeichnungen vorgenommen wurden, z.B.: *Perla abdominalis* Burm. 1839 Lectotypus ♂ design. P. ZWICK, 1970 = *Perla burmeisteriana* Clssn.

Genpr. A bzw. Genpr. Z weisen auf von AUBERT (1945, auf Zelluloid, löslich in heißem Wasser, besser in heißer KOH) oder von ZWICK (1969, 1970, auf Ultraphan in Eukitt, löslich in Xylol) angefertigte Genitalpräparate hin, die sich an den Nadeln der einzelnen Tiere befinden. Das Material des Museums Berlin wurde durchgehend in Alkohol überführt, die mazerierten Körperspitzen oder herauspräparierten Penes befinden sich in eigenen Mikroröhrchen im Glas des zugehörigen Tieres. Wurden Typen aus anderen Sammlungen so behandelt, wird es gesondert angegeben.

Gripopterygidae

Gripopteryx cancellata (Pictet)

1841 *Capnia (Gripopteryx) cancellata* Pictet, Perlides: 328-330, pl. 41, fig. 1-6.
nec *Gripopteryx cancellata* sensu JEWETT, 1960, Arqu. Mus. Nac. 50: 168.

PICTET beschrieb die Art nach einem Exemplar (wie er glaubte, einem ♀, eine Abbildung zeigt aber eindeutig ein ♂), das er vom Museum Berlin erhalten

hatte. Dort suchte es JEWETT (1960) vergeblich, der Holotypus galt seither als verschollen (ILLIES, 1963b). AUBERTS Ansicht (1947), das in Genf aufbewahrte Exemplar sei der Typus, ist richtig. Das Tier ist gut erhalten, lediglich die Fühler fehlen, Metathorax und Abdomen geklebt; Genpr. Z, auch der abgebrochene

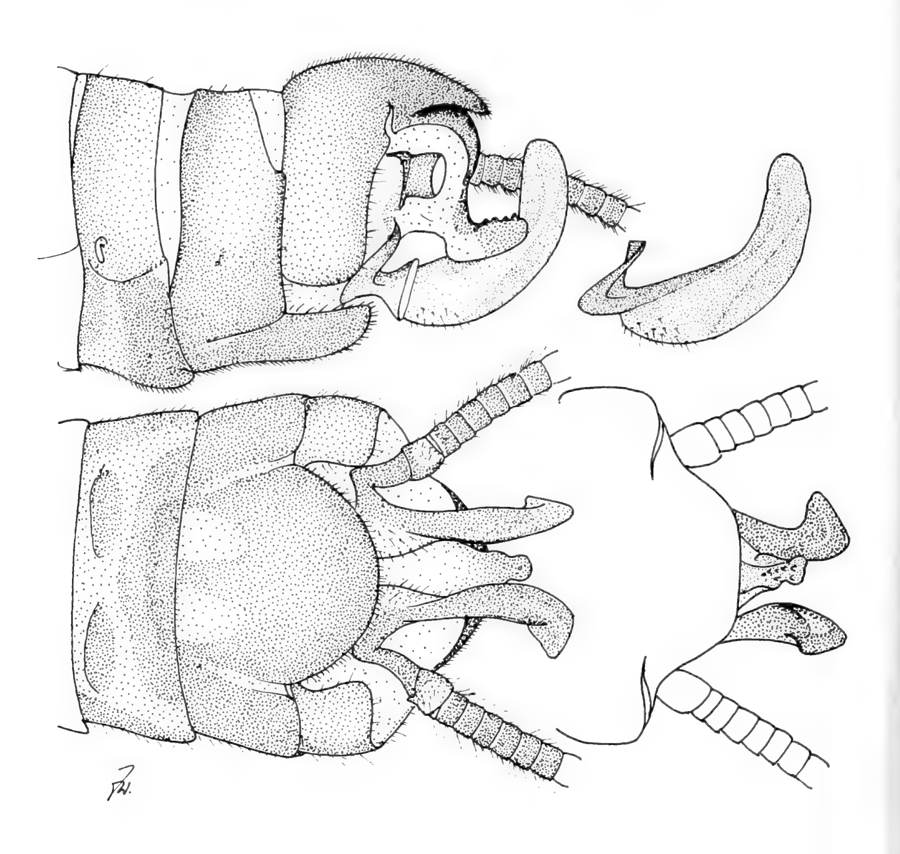


ABB. 1.

Gripopteryx cancellata (Pictet), Abdomenspitze des Holotypus (in der Seitenansicht oben ist der linke Paraproct abgeschnitten gedacht und daneben im Detail wiedergegeben).

linke Hinterflügel mit eingebettet. Etiketten: 620-48 Brésil Coll. Pictet/(winziges Etikett mit unleserlicher H)/*cancellata* Pictet/Typus ? des. by W. E. RICKER „Berlin" (rot)/Holotypus Z.

Männliche Genitalien: Tergit 10 kurz behaart, dunkel, sein Hinterrand sehr breit gerundet, fast abgestutzt, schirmartig über den Ansatz des Epiprocts hinwegragend. Der Epiproct erst ventrad, dann caudad gekrümmt, die Oberfläche des Endteils unregelmäßig gezähnt, bei Ansicht von oben oder unten mit knopf-

artiger Spitze (vgl. Abb. 1; die Asymmetrie der Spitze ist sicher nur eine individuelle Besonderheit!). Basalteile der Paraprocte mit dem Grundglied der langen Cerci (über 25 Glieder) gelenkig verbunden, ihr freier Teil breit, regelmäßig aufgekrümmt und bei Flächenansicht zur Spitze hin kaum verschmälert, an seiner Unterkante im basalen Viertel gering behaart. Außen einheitlich sklerotisiert, glatt, innen hebt sich ein schwächer chitinisierter Mittelstreifen deutlich ab.

♀: nicht sicher bekannt, da die Artzugehörigkeit früher unter diesem Namen beschriebener Exemplare ungewiß ist.

G. cancellata ähnelt in den Genitalien der deutlich größeren *G. maculosa* Jewett, bei der jedoch der Hinterrand des 10. Tergits viel spitzbogiger ist, die Paraprocte viel schlanker und basal auffälliger behaart und vor allem geknickt, nicht regelmäßig gerundet sind. JEWETT glaubte, die von ihm 1959 als *G. brasiliensis* Šámal 1921 beschriebene Art sei identisch mit *cancellata*. Nach JEWETTS Angaben jedoch ist diese Art (sensu JEWETT, vidi; Typen wurden nicht untersucht) spec. propr., die erheblich größer ist als *cancellata*, deren Körperlänge nur 13 mm (mit Flügeln!) beträgt. *G. brasiliensis* unterscheidet sich weiter durch das Fehlen des schirmartigen Tergitrandes, durch die zur Spitze stark verjüngten Paraprocte und die sehr lange, schmale Subgenitalplatte auffallend von *cancellata*. Zu dem gleichen Ergebnis kam FROEHLICH nach den verschiedenen Beschreibungen (1969).

Die nach Revision der weiblichen Typen von ILLIES (1963b) als Synonyme zu der vermeintlichen *cancellata* gestellten Arten *G. zurbitui* Navás 1927, *G. serrei* Navás 1930 und *G. pardina* Navás 1936 sind demnach vermutlich artgleich mit *brasiliensis* sensu JEWETT.

Tupiperla gracilis (Burmeister)

1839 *Semblis gracilis* Burmeister, Handbuch 2: 876.
1964 *Tupiperla gracilis*, FROEHLICH, Diss. São Paulo: 24, veröffentlicht 1969: FROEHLICH Beitr. neotr. Fauna 6: 17-39.

Die Deutung der Art (JEWETT, 1960; ILLIES, 1963b) stützt sich nur auf Literaturangaben, der Typus gilt (JEWETT, ihm folgt ILLIES) als unauffindbar, konnte aber jetzt in der Sammlung BURMEISTER in Halle entdeckt und untersucht werden; die geläufige Interpretation der Art wird dadurch bestätigt. Auch FROEHLICH hat ihn gesehen (i.l.), erwähnt ihn jedoch in seiner Publikation nicht.

Es handelt sich um ein ♂ (BURMEISTER sprach irrtümlich von einem ♀), genadelt, beide rechte Flügel auf ein Kartonplättchen geklebt (das aus einer Postkarte geschnitten zu sein scheint, denn es trägt unten den Aufdruck „Berli"(n) und stammt wohl kaum von BURMEISTER selbst. Ähnliches Papier verwendete NEEDHAM, 1924, für seine *Allocapnia*- Etiketten in der Coll. BURMEISTER). Linker Vorderflügel fehlt, Hinterflügel äußerst brüchig; alle Beine erhalten, die kenn-

zeichnenden Femoraldornen sind zu erkennen. Die Abdomenspitze (Genpr. Z) ähnelt der Form, die ILLIES 1963 a in seiner Abbildung 16 *b* dargestellt hat, der Rückenfortsatz ist recht kurz, die Enden der Paraprocte sind kräftig erweitert. Etikettierung: *gracilis* Brasilia (grün)/Holotypus Z.

Taeniopterygidae

Brachyptera monilicornis (Pictet)

1841 *Nemoura (Taeniopteryx) monilicornis* Pictet, Perlides: 357-358, pl. 46, fig. 1-3.

In Genf befinden sich drei Exemplare: ein ♂ (mit Genpr. A) ohne Fundortsangabe und die beiden Syntypen. Der besser erhaltene, dessen Abdomenspitze von AUBERT durch Anfertigung eines Genitalpräparats vor Beschädigung bewahrt worden ist, ist von RICKER mit einem Typus-Zettel versehen worden, der keinen offiziellen Status hat, das Tier wird jetzt gültig als Lectotypus gekennzeichnet. Außerdem etikettiert: 620-48 Europe Coll. Pictet/235 (grün, D). Von einer Kennzeichnung des zweiten Syntypus (234, sonst wie der Lectotypus) als Paralectotypus sehe ich ab, da es sich nur noch um einen nicht bestimmbaren Torso handelt.

Brachyptera trifasciata (Pictet)

1832 *Nemoura trifasciata* Pictet, Ann. Sci. Nat. 26: 379-383, pl. 15, fig. 4-10.

Die species typica der Gattung *Brachyptera* ist in der Sammlung des Genfer Museums durch mehrere Exemplare vom klassischen Fundort (Arve bei Genf) vertreten, die jedoch alle nach der Beschreibung der Art gefangen wurden, Syntypen fehlen. PICTET kannte auch die Larve, die heute als *trifasciata*-Larven in der Sammlung steckenden Individuen aber gehören zu Nemouriden!

Strophopteryx fasciata (Burmeister)

1839 *Semblis fasciata* Burmeister, Handbuch 2: 875-876.

Von neueren amerikanischen Autoren (NEEDHAM und CLAASSEN, 1925; FRISON, 1929) richtig gedeutet. Der Holotypus (♀ in gutem Zustand, Genpr. Z; Etikettierung: *S. fasciata* Pennsylv. (rosa)/Holotypus Z) steckte unter dem Namen *S. praetexta* und ist deshalb möglicherweise von NEEDHAM übersehen worden, denn er wird 1925 (NEEDHAM und CLAASSEN) nicht erwähnt. Auch RICKER hat ihn nicht untersucht, er sah lediglich ein ♀ im Museum Berlin, das er zu Unrecht für einen Syntypus hielt (1938): das Berliner Exemplar ist etikettiert „Philadelphia“ (fide RICKER) — eine so genaue Fundortsangabe macht BUR-

MEISTER aber gar nicht. Auch ein in Genf steckendes, gut erhaltenes ♀ (620-48 Etats-Unis Coll. Pictet/*fasciata* Bm, Pennsylvanie) ist kein Syntypus, BURMEISTER hat es nie gesehen.

Taeniopteryx maura (Pictet)

1841 *Nemoura (Taeniopteryx) maura* Pictet, Perlides: 361-362, pl. 46, fig. 6.

Die beiden Syntypen des Museums Berlin (Katalog Nr. 2718; Pennsylv. Zim.) sind unbestimmbare Fragmente. Außer Flügeln sind jeweils kleine Stücke von Thoraxsegmenten, der Fühler und der Beine, in einem Fall auch des Kopfes erhalten, an denen bestenfalls die Gattungszugehörigkeit festzustellen wäre. In diesem Zustand hat sie schon RICKER vorgefunden. Da die von den Nomenklaturregeln geforderte Sicherung der Artdeutung durch Festlegung eines Lectotypus nicht zu erreichen ist, sehe ich von einer Kennzeichnung ab. Beschreibung und Abbildung der heute unter diesem Namen verstandenen Art bei NEEDHAM und CLAASSEN 1925.

Taeniopteryx nebulosa (Linnaeus)

1758 *Phryganea nebulosa* Linnaeus, Syst. Nat. (10. ed.) 1: 549.
1839 *Semblis praetexta* Burmeister (nec BRAUER + LOEW!), Handbuch 2: 875.

Die verwickelten Mißverständnisse um mehrere Taeniopterygiden-Arten zwischen BURMEISTER und PICTET hat ALBARDA, 1889, entwirrt. Die beiden von ihm erwähnten Syntypen von *S. praetexta* Burm. sind noch vorhanden und gut erhalten, sie werden als Lectotypus ♂ bzw. Paralectotypus ♂ (ersterer mit BURMEISTERS Originaletikett „*S. praetexta* ♂ Halae", letzterer mit einer Abschrift desselben) gekennzeichnet.

Nemouridae

Die einzige von BURMEISTER beschriebene Nemouride, *S. pallipes*, wurde schon von PICTET als Synonym einer älteren, weit verbreiteten Art erkannt. PICTET selbst hat eine ganze Anzahl von Nemouriden benannt, doch ist heute sicher, daß er unter fast jedem Namen ein Artengemisch vereinigte. Diese Erkenntnis berechtigt uns leider nicht, seine Namen von vornherein unberücksichtigt zu lassen, zudem ist eine Reihe von ihnen in der Interpretation späterer Autoren, oft schon seit langem, in festem, einheitlichem Gebrauch.

Nomenklatorisch bedeutsam ist die Feststellung, daß PICTETS mit dem Jahre 1836 datierte Arbeit im Teil I des Bandes 7 der Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève (in der vorwiegend Nemouridae beschrieben wurden), in Wahrheit

bereits 1835 erschienen ist. Das geht eindeutig aus einer Liste der Publikations-daten dieser Zeitschrift hervor (gedruckt!), die Dr. HAUSER jetzt in Genf auf-gefunden hat. Dagegen sind STEPHENS' Plecopterenbeschreibungen, die sich ir seinen „Illustrations of British Insects" befinden, erst 1836 erschienen. Im Fal von Synonymie zwischen STEPHENSschen und PICTETschen Plecopterenarten ergib sich daraus eine Inversion der bisher angenommenen Prioritätsverhältnisse!

Völlig unklar ist seit jeher, welche Arten PICTET unter den folgenden dre Namen verstanden hat:

Nemoura angusticollis Pictet (1835, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 183-184 fig. 8).
Nemoura nervosa Pictet (1835, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 183, fig. 7)
Nemoura nigritarsis Pictet (1835, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 182-183 fig. 6).

Keiner dieser Namen ist von PICTET 1841 noch erwähnt worden, keiner hat be anderen Autoren Verwendung zur Benennung einer bestimmten Art gefunden Material unter diesen Namen existiert in PICTETS Sammlung nicht; alle drei sin nomina dubia.

Nemoura brevicollis Pictet

1835 Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 187, fig. 13.

und

Nemoura picea Pictet

1835 Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 186-187, fig. 12

sind nomina dubia.

PICTET hat diese Arten als Synonyme zu *cinerea* Olivier gestellt (1841, Per lides: 402). *Cinerea* 01. ist ein nicht deutbarer Name (MORTON, 1894; BRINCK 1949), der jedenfalls wegen der Homonymie mit *cinerea* Retzius 1783 (gleich zeitige Synonymie liegt nach übereinstimmender Meinung aller Autoren nich vor) nicht verfügbar ist. Als jüngeres Synonym von *cinerea* 01. gilt *N. sulcicolli* Stephens 1836, über deren Identität wir durch MORTON 1894 unterrichtet sin (der heutige Zustand der Typen erlaubt eine Nachprüfung nicht mehr: KIMMINS 1970), der gültige Name der außerordentlich weit verbreiteten, häufigen Art is seit BRINCK, 1949, *Amphinemura sulcicollis* (Stephens). Träfe die von PICTE unterstellte Synonymie seiner Arten mit *cinerea* 01. und dieser mit *sulcicolli*

Stephens zu, müßte letztere wegen der Priorität der PICTETschen Namen (siehe oben, p. 1133) umgenannt werden. Erfreulicherweise läßt sich zeigen, daß PICTETS *Nemoura cinerea* nicht artgleich mit *sulcicollis* ist: PICTET hat 1832 die Larve von *cinerea* (sensu PICTET!) beschrieben und immer wieder betont (1835: 185; 1841: 403), daß sie 6 sackförmige Kiemen besitze: *cinerea* sensu PICTET und damit auch *brevicollis* und *picea* müssen also irgendwelche *Protonemura*-Arten sein!

Nemoura cinerea (Retzius)

1783 *Perla cinerea* Retzius, C. DE GEER gen. spec. ins.: 60.
1835 *Nemoura macrophthalma* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 185, fig. 11 (Syn. fide PICTET 1841, Perlides: 387) Syntypen fehlen!
1839 *Semblis pallipes* Burmeister, Handbuch 2: 875 (Syn. fide PICTET 1841, Perlides: 387).
1865 *Nemoura umbrosa* E. Pictet, Synopsis: 20-21, pl. 2, fig. 6, 7.
nec *Nemoura umbrosa* sensu AUBERT 1952 ff!

Ein Syntypus von *S. pallipes* Burmeister, 1 ♀ von *N. cinerea* Retz., befindet sich in Halle: *pallipes* Burm. Halae/Lectotypus Z. Genpr. Z.

Nach der Beschreibung der *N. umbrosa* stammen die Typen von der „laguna de Peñalaras", einer Lokalität, die von E. PICTET in der die Arbeit einleitenden Reisebeschreibung nicht erwähnt wird. Es muß sich aber, und das ergibt sich auch aus den Sammeldaten (Juli), um einen See am Pico de Peñalara in der Sierra de Guadarrama handeln, unweit San Ildefonso am Westrand der Sierra; hier sammelte PICTET vom 1.-15. Juli 1859. Eine Serie von 8 *N. cinerea* Retzius, alle mit dem gedruckten Etikett „Granjas Juillet 1859" stammt von dieser Lokalität, denn laut DEBES Handatlas (1895) bezeichnen „San Ildefonso od. la Granja" den gleichen Ort. Eines dieser Tiere, 1 ♂ (auf dem Fundortszettel handschriftlich der Zusatz 170) hat neben einem Prägestempel „Coll. Pictet" einen Determinationszettel: *Nemura umbrosa* E. Pictet (blau, H; in dieser Art sind viele der in Spanien gesammelten Exemplare von E. PICTET etikettiert!) und ist zweifelsfrei ein Syntypus. Er wird als Lectotypus (Genpr. Z) etikettiert.

Diese Lectotypenfestlegung bestätigt eine von MORTON, 1894, anhand der Typen festgestellte Synonymie, die auch in den CLAASSEN-Katalog (1940) Eingang gefunden hat. Die Frage erhielt neue Aktualität durch AUBERT (1952), der unter Hinweis auf die Originalbeschreibung widersprach. Es könne sich nicht um *cinerea* Retz. handeln, sondern *umbrosa* sei identisch mit einer am klassischen Fundort wiedergefundenen *Protonemura*-Art; da der Typus von *umbrosa* verloren sei, legte AUBERT einen Neotypus und Paraneotypen fest. 1956 von AUBERT noch als spec. propr. geführt, wurde 1963 von ihm *umbrosa* E. Pictet 1865 als Unterart zu *Protonemura intricata* Ris 1902 gestellt. ILLIES (1966) übernahm AUBERTS Auslegung, belegte aber konsequenterweise die weitverbreitete Art mit dem älteren Namen *umbrosa* und zog *intricata* ein. Dagegen zeigt das vorliegende

Typenmaterial, daß E. PICTETS Beschreibung falsch war und AUBERT irregeführt hat. Siehe auch *Protonemura intricata* (Ris)!

Nemoura humeralis Pictet

1835 *Nemoura humeralis* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. 7: 184-185, fig. 9.

Meist für artgleich mit *Protonemura intricata* Ris gehalten, jedoch letztlich ein nomen dubium (siehe ILLIES, 1966: 647). Das einzige als *humeralis* Pict. bezettelte Exemplar im Museum Genf ist zwar tatsächlich ein *intricata* ♂, doch kein Syntypus und kann die vermutete Synonymie nicht belegen. Es stammt aus St. Cergues, also jenem Gebiet am Südrand des Genfer Sees, in dem die typische Serie zusammengetragen wurde, wurde aber erst am 1.6.39 (1839!) gefangen, also Jahre nach der Erstbeschreibung.

Nemoura inconspicua Pictet

1835 *Nemoura inconspicua* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 185, fig. 10.

Die einander ausschließenden Interpretationen dieses nomen dubium — nach der Larvenbeschreibung eine *Protonemura*-Art, als Imago meist für *Nemurella* gehalten — zitiert ILLIES 1966. In Genf ist nur noch ein so benanntes Tier aufzufinden, 1 ♂ von *Nemurella pictetii* Klp. aus Burgdorf, das kein Syntypus ist: PICTET nennt als Fundort die Umgebung von Genf, insbesondere Lancy.

Nemoura lacustris E. Pictet

1865 *Nemoura lacustris* E. Pictet, Synopsis: 21, pl. 2, fig. 8, 9.
nec *Nemoura (Protonemura) lacustris* Aubert 1952 (= *penalara* Aubert 1956*a*, nom. nov.).

Syntypen dieser von AUBERT 1956 *a* gedeuteten Art sind nicht vorhanden. Beschreibung und Abbildung (sub nom. *monspessulana* Despax) bei DESPAX, 1951.

Nemoura marginata Pictet

1835 *Nemoura marginata* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 181-182, fig. 5.

RIS (1902) vermengte unter diesem Namen zwei Arten, durch AUBERT, 1949, wurde aus dem Komplex eine *N. flexuosa* Aub. abgetrennt. Als bei der Entdeckung einer weiteren, übersehenen Art der Gruppe der Name *marginata* erneut enger gefaßt werden mußte, wurde ein Neotypus festgelegt, da Syntypen fehlen (ZWICK 1970).

Protonemura brevistyla (Ris)

1902 *Nemura (Protonemura) brevistyla* Ris, Mitt. Schweiz. ent. Ges. 10: 386-387, pl. 1, fig. 3, 4.

P. brevistyla ist wiederholt mit *nitida* Pictet (sensu Ris) verwechselt worden (s. dort), um künftig Mißdeutungen auszuschließen, lege ich aus dem Material der Sammlung Ris einen ♂ Lectotypus (Silvaplana 8.01/Lectotypus *Z*; Genpr. *Z*) fest. Die übrigen Syntypen vom gleichen Fundort und Datum (15 ♂♂, 23 ♀♀) kennzeichne ich als Paralectotypen; die beiden ♀ Syntypen vom Albulapaß, 7.94, erwiesen sich als *lateralis* Pict.

Protonemura intricata (Ris)

1902 *Nemura (Protonemura) intricata* Ris, Mitt. schweiz. ent. Ges. 10: 392-393, pl. 3, fig. 15, 16.

Wie oben unter *Nemoura cinerea* Retzius ausgeführt, ist *N. umbrosa* E. Pictet fälschlich für *intricata* Ris gehalten worden, alle aus dieser vermeintlichen Identität resultierenden nomenklatorischen Folgerungen sind hinfällig, *intricata* Ris muß diesen Namen behalten. Die nordiberische Rasse, die Aubert *umbrosa* genannt hat (Illies, 1966, unterscheidet keine Subspezies) läßt sich von der Stammform, *intricata intricata* Ris, durch die Kürze der Paraproctgräte und die Auszeichnungen der hinteren Tergite unterscheiden (fide Aubert, 1952); sie ist nun ohne Namen. Ich nenne sie *Protonemura intricata* ssp. iberiaca, nov. ssp.

Protonemura lateralis (Pictet)

1835 *Nemoura lateralis* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 180-181, fig. 4.

Unter diesem Namen versteht man heute allgemein die von Ris so bezeichnete Art; sie ist in der Sammlung Pictet nicht vertreten. Dort befinden sich allerdings Exemplare verschiedener Arten, die als *lateralis* etikettiert sind, doch ist keines als Syntypus zu betrachten, da nicht eines von den typischen Fundorten (Chamounix und Reposoir) stammt.

Protonemura meyeri (Pictet)

1841 *Nemoura meyeri* Pictet, Perlides: 390-391, pl. 51, fig. 1-3.

Als einzige von Pictets Nemouriden wegen ihrer auffallenden Färbung nach Originalbeschreibung und Abbildung sicher zu erkennen. Pictet will zwar nur ♀♀ gekannt haben, doch ist anzunehmen, daß alle 3 vom klassischen Fundort in der Genfer Sammlung vorliegenden Exemplare Syntypen sind. Möglicherweise

gilt dies auch für ein weiteres ♀, bei dem die Bezettelung allerdings zu wenig präzis ist, um seinen Status nachzuweisen (620—48 Eur. centr. Coll. Pictet/Musée de Genève 8; Genpr. *Z*). Lectotypus 1 ♀, genadelt, gut erhalten, nur das rechte Hinterbein fehlt (620 Burgdorf 48 Suisse Coll. Pictet/257 (grün, D)/*meyeri* Burgdorf/Lectotypus *Z*. Paralectotypen: 1 Exemplar ohne Abdomen, mit monströs verkleinertem linkem Hinterbein, andere Beine z. T. beschädigt (620 Burgdorf 48 Suisse Coll. Pictet/Musée de Genève No. 12/Paralectotypus *Z*), 1 ♂, beschädigt Genpr. *Z* (wie voriges Tier, jedoch No. 13).

Unter dem Namen *meyeri* befand sich in der Sammlung des Genfer Museums auch ein ♀ von *Protonemura algovia* Mendl 1968 (Mitt. schweiz. ent. Ges. 40: 249-252, fig. 1-5, jeweils Teilfigur *a*). Neu für die Schweiz! Fundortsetikett: 620 Leuckerbad 57 Alpes ach. à Paul. Leuckerb. 17.9.96 (schwer lesbar — evtl. 86!).

Protonemura nitida (Pictet)

1835 *Nemoura nitida* Pictet, Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 179-180, fig. 3.
nec *nitida* Stephens 1836 = *Nemurella pictetii* Klapálek (syn. fide KIMMINS, 1970)
nec *nitida* Burmeister, 1839 (siehe unter *Leuctra nigra*!).

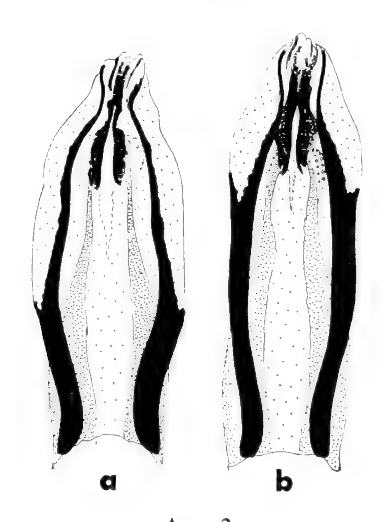


ABB. 2.
Dorsalansicht der Epiprocte von *Protonemura nitida* (Pictet) (a) und *P. hrabei* Raušer (b), nach Balsampräparaten.

Die mit *nitida* bezeichnete herbstliche *Protonemura*-Art wird in den Katalogen (CLAASSEN, 1940; ILLIES, 1966) mit STEPHENS, 1835, verbunden, „*nitida* Pictet 1836" wird jeweils als jüngeres Synonym und Homonym geführt. Das ist, wie aus KIMMINS, 1970, ersichtlich ist, unrichtig, die Homonyme sind nicht zugleich Synonyme. Durch glückliche Zufälle ergeben sich daraus keine nomenklatorischen Veränderungen — *nitida* Pictet hat Priorität vor *nitida* Stephens (s. o.!) und die Typen von STEPHENS' Art sind dasselbe wie *Nemurella pictetii* Klapálek, ein jüngeres Synonym, das als nächster verfügbarer Name in Gebrauch bleiben kann!

Syntypen von *nitida* Pictet sind nicht erhalten; man benutzt den Namen heute allgemein in der von RIS vorgelegten Deutung. Früher ist die Art z. T. mit *brevistyla* Ris verwechselt worden (DESPAX, 1951; AUBERT vor 1954; 1959 sind erneut die Abbildungen der ♂ Paraprocte vertauscht!), zwei weitere Arten aus der engeren Verwandtschaft der *nitida* trennte erst RAUŠER, 1957, ab. Da bei *nitida* gelegentlich Exemplare mit längeren Paraproctgräten vorkommen, kann sie den

rabei Raušer sehr ähnlich werden. Das ist bei den von Ris abgebildeten Exemplaren vom Val Bedretto extrem der Fall, leider fehlt in der Coll. Ris das abgebildete Präparat, doch sah ich ein gleich gestaltetes ♂ vom Saas-See, 8.03 (Coll. Ris, mit Mikropräparat von Ris). *P. hrabei* Raušer ist in Ris' Sammlung nicht vertreten, wie ich mich überzeugt habe. Beide Arten lassen sich stets sicher trennen, wenn man beachtet, daß die abrupte Verengung der seitlichen dunklen Leiste des Epiprocts bei *nitida* im basalen Drittel unweit der Mitte, bei *hrabei* aber im distalen Drittel liegt (Abb. 2)! Bei *hrabei* ist der Epiproct insgesamt paralleler, geradseitiger als bei *nitida*, bei genadelten, wieder erweichten und mazerierten Exemplaren aber wird der letztgenannte Unterschied oft undeutlich.

Capniidae

Allocapnia necydaloides (Pictet)

1841 *Capnia (Capnia) necydaloides* Pictet, Perlides: 326, pl. 40, fig. 4, 5.

Ein nomen dubium; Ricker hat den Typus ebenfalls gesehen und als *Allocapnia* erkannt (1938), seine Artzugehörigkeit aber nicht ermitteln können, weil das Abdomen fehlt. Der Name wird auf keine Art der amerikanischen Fauna angewandt.

Allocapnia pygmaea (Burmeister)

1839 *Semblis pygmaea* Burmeister, Handbuch 2: 874.

Beide von Burmeister erwähnten männlichen Syntypen sind von Needham untersucht worden (siehe Needham und Claassen, 1925, sub nom. *Capnella recta*); dabei erwies sieh der eine als artgleich mit *Capnella recta* Claassen und ist bezettelt worden „This is *Capnella recta* Clsn.". Hinzugefügt habe ich jetzt einen Hinweis auf den Status des Exemplars als Syntypus von *Semblis pygmaea*; Genpr. *Z*. Der andere Syntypus ist etikettiert: *S. pygmaea* Pennsylv. (rosa)/ *Capnella pygmaea* Burm. type/det. Needham, 1924/Lectotypus *Z*; Genpr. *Z*.

Capnia nigra (Pictet)

1833 *Perla nigra* Pictet, Ann. Sci. nat. 28: 61-62, pl. 6, fig. 11-13.
1930 *Capnia apicalis* Navàs, Arkiv Zool., 2i A⁷: 5 nov. syn.!

Die Genfer Sammlung enthält mehrere alte Exemplare von *C. nigra*, darunter auch solche aus Genf, die der wenig detaillierten Bezettelung nach sogar Pictet vorgelegen haben mögen. Leider berechtigt nichts zu der Annahme, es handele sich um Syntypen (die im April 1833 oder einem vorhergehenden Jahr an der

Arve bei Genf gesammelt wurden). Zur gleichen Art gehören zwei Syntypen vo *C. apicalis* Navás, die sich im Museum Stockholm befinden: 1 ♂ Lectotypu Z/Kamtschatka Malaise/4 (rot, D)/*Capnia apicalis* Nav. Navás S. J. det./Typu (rot, H) und 1 ♀ Paralectotypus Z (wie das ♂, doch statt der 4 eine 6 — oder 9!)

Leuctridae

Aubert (1947) schildert anschaulich das Durcheinander, das er bei Durch sicht der Pictetschen Leuctriden antraf. Pictet hat nur wenige nominelle Arte unterschieden und diese kleinen, unscheinbaren Formen fast durchweg verkannt

Leuctra angusta (Pictet)

1841 *Nemoura (Leuctra) angusta* Pictet, Perlides: 376-377, pl. 49, fig. 4-6.

Ein nomen dubium, zu dessen Klärung die beiden im Museum Genf unte diesem Namen angetroffenen Exemplare (*major* Brinck aus Burgdorf, *prim* Kempny aus den Alpen) nicht herangezogen werden können: Pictet gibt an die Art nur einmal in der Umgebung Genfs gefunden zu haben, wir haben e hier demnach nicht mit Syntypen zu tun. Über frühere Versuche, die Beschreibun auszulegen, berichtet zusammenfassend Illies (1966).

Leuctra flavicornis (Pictet)

1841 *Nemoura (Leuctra) flavicornis* Pictet, Perlides: 378-379, pl. 49, fig. 7-9.

Ein nomen dubium; Illies (1966) spricht unter Bezug auf ein suggestive Aubert-Zitat (1947: „Laissons donc *brunnea* et *flaviventris* (sic! gemeint is *flavicornis*) dans l'oubli où elles étaient tombées") unrichtig von einem nome oblitum [1].

In Genf befinden sich zwei aufgeklebte Exemplare (Genpr. A; 600—4 Eur. centr. Anc. Coll./247 (das ♀; das ♂: 248)/Anc. det.: *flavicornis* Pict. Auber det.: *albida* Kny./252-94 (nur beim ♀). Da nicht nachzuweisen ist, daß die Tier aus der Umgebung Genfs und vor allem aus der Sammlung Pictets stammen kommt ihnen nomenklatorisch keine Bedeutung zu.

---

[1] Ein alter, unbenutzter Name darf nur dann als nomen oblitum bezeichnet werden, wenn sich bei Klärung seines Sinngehaltes (z.B. durch Auffinden verloren geglaubter Typen) heraus stellt, dass das damit bezeichnete Taxon inzwischen mit einem neuen Namen belegt worden ist der aber seit mindestens 50 Jahren verfügbar sein und in fortlaufendem, allgemeinem Gebrauch sein muss. Nähere Erläuterungen und der neue Text des Artikels 23 b der Nomenklaturregeln in deren 2. Auflage, 1970.

Leuctra nigra (Olivier)

1811 *Nemoura nigra* Olivier, Encyc. Méthodique 8: 186.
1839 *Semblis nitida* Burmeister, Handbuch 2: 874 (nec *nitida* Pictet 1835, nec *nitida* Stephens 1836!).
1841 *Nemoura (Leuctra) brunnea* Pictet, Perlides: 380-381, pl. 49. fig. 10-12 (nov. nom.) nov.syn.!

Der Name *brunnea* war bislang ein nomen dubium (nec oblitum, wie Illies, 1966, annahm; *L. brunnea* Pict. figurierte noch 1932 bei Mosely als spec. propr.!), nach Auffinden des Typus konnte die obige Synonymie hergestellt werden. In Burmeisters Sammlung in Halle steckt 1 ♀ mit den Etiketten: *nitida** Halae/ *brunnea* (H)/Lectotypus Z; Genpr. Z. Der Bleistift-Vermerk *brunnea* scheint von Burmeisters eigener Hand zu stammen, er gleicht jenen, die bei den anderen, von Pictet umbenannten Arten der Sammlung zu finden sind.

Leuctra tenuis (Pictet)

1841 *Nemoura (Leuctra) tenuis* Pictet, Perlides: 375-376, pl. 49, fig. 1-3.

Der Name dieser amerikanischen Art findet sich unverständlicherweise bei zwei Tieren aus Burgdorf im Genfer Museum (*L. major* Brinck und *L. braueri* Kempny); der Holotypus im Museum Berlin (*Nemoura tenuis* Pictet Philadelphia/ Katalog-Nr. 2721) ist ein stark beschädigtes ♂. Ricker hat es gesehen: „Enough of the genitalia are visible to show that it is either *truncata* Claassen or *tenuis* Pictet of N + Cl (p. 232). It is desirable to accept the latter determination.“ (1938). Seither ist das Exemplar weiter beschädigt worden, an dem Torso sind keine Spuren der Tergitauszeichnungen mehr erhalten, die von Ricker offen gelassene Entscheidung kann nun nicht mehr gefällt werden.

Pteronarcidae

Allonarcys reticulata (Burmeister), comb. nov.

1839 *Perla reticulata* Burmeister, Handbuch 2: 879.

Die Art ist von Klapálek (1907) richtig gedeutet worden, wie die Untersuchung des Holotypus zeigt. Er war von Burmeister an Pictet gesandt worden und gelangte von diesem an das Berliner Museum, wo er sich unter Katalog-Nr. 3723 befindet. Es handelt sich um ein sehr gut erhaltenes, genadeltes ♀ (nur Cerci und Flügelspitzen lädiert): Typus/*reticulata* Barnaul Sibir./*reticulata* Pict.* Gerst.* *Perla reticulata* Burm.* Barnaul Gebler/Gb (auf dreieckigem Etikett-Gebler ?). Die Einordnung in die Gattung *Allonarcys* wird an anderer Stelle ausführlich begründet (Zwick und Levanidova, in Vorbereitung).

Pteronarcys dorsata (Say)

1823 *Sialis dorsata* Say, Godmans Western Quart. Rept. 2: 164.
1841 *Kollaria insignis* Pictet, Perlides: 123-124, pl. 4, fig. 1-8.

Die Synonymie dieser Art mit *regalis* Newman oder *frigida* Gerstäcker (weiteren Synonymen von *dorsata* Say, siehe Illies, 1966) hat schon Gerstäcker (1873, p. 61) vermutet. Klapálek (1907) hat sie hergestellt, indem er *insignis* zu *regalis* Newman stellte. Ricker scheint den Typus noch gesehen zu haben denn er bestätigt die Synonymie ausdrücklich (1938); heute ist das typische ♀ des Museums Wien nicht mehr aufzufinden.

Perlodidae

Isoperlinae

Isoperla grammatica (Poda)

1761 *Phryganea grammatica* Poda, Ins. Mus. Graecensis: 99.
1833 *Perla virescens* Pictet, Ann. Sci. nat. 28: 60-61, pl. 6, fig. 8-10.
1841 *Perla (Chloroperla) affinis* Pictet, Perlides: 286-288, pl. 31, fig. 5-7.

Nach Pictets eigenen Worten war *virescens* eine der für ihn schwierigsten Arten; McLachlan (1870) stellte sie als Synonym zu *grammatica.* Syntypen von *virescens* müßten aus der Arve bei Genf, April (1833 oder früher) stammen sind in Genf aber nicht mehr vorhanden. Im Museum Berlin befinden sich zwei gut erhaltene ♀♀ von *grammatica*, die von Pictet als *virescens* übergeben wurden (Katalog-Nr. 2691, Fundort laut Katalog: Europa). Auch bei ihnen gibt es keinen Hinweis darauf, daß es sich um Syntypen handelt.

Für einige Varietäten, die Pictet, 1841, unterschied, ist authentisches Materia noch erhalten: so vermutlich die beiden als 5. Varietät aus der Umgebun Genfs („au-dessus de Versoix") beschriebenen ♀♀ in der Genfer Sammlun (beide *grammatica*) und sicher das von Burmeister als *thalassina* n.sp. (unveröf fentlicht, nomen nudum) bezettelte ♀ in Halle, das Pictet als 3. Varietät auf gezählt hat; es ist ebenfalls *grammatica* Poda.

Nach Aubert, 1956, ist auch *affinis* Pictet die gleiche Art wie *grammatica* seine Auffassung wird durch die Untersuchung der Syntypen bestätigt (2 ♀♀ im Berliner Museum, gut erhalten, etikettiert: *affinis* Pict.+ Lusit. Hffg./*Chloro perla affinis* Pict.* ♀/Lusit. Hffg./Type/Lectotypus Z; dem Paralectotypus Z sind Abschriften dieser Etiketten durch Günther beigegeben worden).

Isoperla obscura (Zetterstedt)

1840 *Perla obscura* Zetterstedt, Ins. Lapponica: 1058 (nec *obscura* Pict. 1841).

841 *Perla (Chloroperla) griseipennis* Pictet, Perlides: 299-300, pl. 35, fig. 4-7 (syn. fide BRINCK, 1949).

Die Mehrzahl der Exemplare in der Sammlung Genf wurde erst von AUBERT ichtig bestimmt und trug früher andere Namen, wie umgekehrt auch einige 'orgebliche *griseipennis* Angehörige anderer Spezies sind. Syntypen sind jedenfalls n Genf nicht vorhanden, wohl aber im Museum Berlin; ich etikettiere dieses ♀ ls Lectotypus (*griseipennis* Pict.* Genev. Pict./Lectotypus Z; Katalog-Nr. 2686).

soperla rivulorum (Pictet)

841 *Perla (Chloroperla) rivulorum* Pictet, Perlides: 284-286, pl. 32, fig. 1-9.

In Genf sind Syntypen nicht mehr vorhanden. Das Berliner Museum erhielt ♀ von PICTET, doch ist auch dieses kein Syntypus, denn es stammt nach Bezetelung und Katalog-Eintrag (Nr. 2694) aus Genf — gerade dort aber soll die \rt, wie in der Originalbeschreibung hervorgehoben wird, nicht vorkommen.

soperla viridinervis (E. Pictet)

865 *Perla (Chloroperla) viridinervis* E. Pictet, Synopsis: 19, pl. 2, fig. 4, 5.

Als Typen der Art haben jene zwei Exemplare zu gelten, die E. PICTET n der Beschreibung nennt und die er bei Eaux Bonnes in den Pyrenäen Ende uli 1859 gefangen hat. Der Fundort liegt im französischen Teil des Gebirges, lie 5 ♀♀ in der Genfer Sammlung, die „Espagne“ etikettiert sind, werden also aum Syntypen sein; mehrere von ihnen haben genauere, das sicher ausschließende 'undortsangaben.

'ERLODINAE

Besdolus imhoffi (Pictet)

841 *Perla (Dictyopteryx) imhoffi* Pictet, Perlides: 166-167, pl. 9, fig. 9, 10.

Die beiden von IMHOFF bei Basel gefangenen Typen sind nicht erhalten.)a es von den Genitalorganen der seltenen Art bisher nur eine, im Katalog on ILLIES, 1966, nicht erfaßte gute Abbildung gibt (KLAPÁLEK, 1904), habe ich ach einem ♂ des Genfer Museums (620-48 Alpes Coll. Pictet) neue Zeichnungen ngefertigt (Abb. 3a-c).

Hemimelaena flaviventris (Pictet)

841 *Perla (Perla) flaviventris* Pictet, Perlides: 274-275, pl. 29, fig. 1-7.

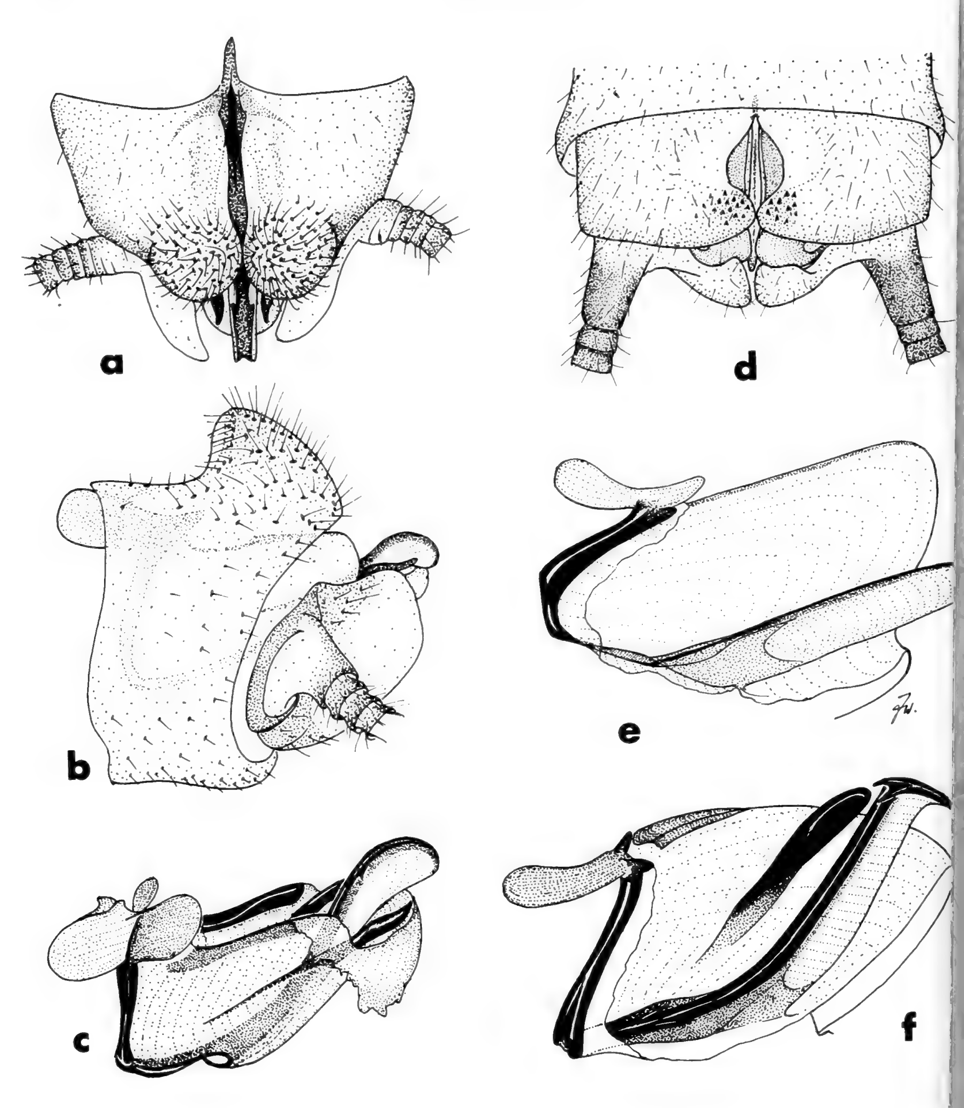


Abb. 3.

Abdomenspitze von *Besdolus imhoffi* (Pictet) dorsal (a), lateral (b) und der herauspräparier Epiproct in schräger Seitenansicht (c); *Hemimelaena flaviventris* (Pictet), Abdomenspitze vo oben (d) und der herauspräparierte, der Länge nach aufgeschnittene Epiproct in Seitenansicht (e *Dictyogenus alpinus* (Pictet), der herauspräparierte, der Länge nach aufgeschnittene Epipro in schräger Seitenansicht (f).

Pictets Abbildungen geben unzweideutig die heute unter diesem Name verstandene, auffallend zweifarbige Perlodide wieder. Pictet scheint hinsichtlic ihrer systematischen Stellung nicht ganz sicher gewesen zu sein, er weist in de Beschreibung mehrfach auf die Ähnlichkeit mit *Dictyopteryx* hin, stellte s

aber schließlich doch zu *Perla*. Erst nach Wiederentdeckung der iberisch-nord-afrikanischen Art durch AUBERT erfolgte, als auch die Larve vorlag, die richtige Einordnung (AUBERT, 1963 a). Auch die ♂ Genitalien zeigen das bei Perlodidae geläufige Bild, auffallend ist das Fehlen von Seitenstyli (Abb. 3d, e).

Die Typen kamen aus dem Museum Berlin, wo sich unter Katalog-Nr. 2685 4 Exemplare befinden, deren Bezettelung lautet: *flaviventris* H. Pict. * Lusit... Alle 4 Exemplare waren als Typus bezeichnet, nur zwei von ihnen gehören aber wirklich zu unserer Art. Es handelt sich um ein gut erhaltenes ♂ (nur Thorax eicht beschädigt, links fehlen Mittel- und Hinterbein), das als Lectotypus und ım ein stark beschädigtes ♀, das als Paralectotypus bezettelt wird. Von den beiden anderen Exemplaren liegen nur noch nicht näher identifizierbare Reste vor, beide offenbar *Dictyogenus*, bei einem auch ein Zettel „*Dictyogenus* sec. Ris". Bei diesem Exemplar befanden sich die Originaletiketten, die jetzt dem Lectotypus beigegeben werden.

Dictyogenus alpinus (Pictet) und *D. fontium* (Ris)

841 *Perla (Dictyopteryx) fontium* Pictet, Perlides: 161-163, pl. 8, fig. 4-7.
896 *Dictyopteryx fontium* Ris, Mitt. Schweiz. ent. Ges. 9: 310-312, fig. 5.

Die kritische Revision der Gattung *Dictyogenus* bezeichnet ILLIES, 1955, ıls dringend erforderlich, denn trotz vieler Literaturangaben hat sich unser Kenntnisstand gegenüber RIS, 1896, nicht entscheidend verbessert. So wird z. B. ıoch immer das unhaltbare Merkmal der Anastomose (von RIS zur Unter-cheidung von *Perlodes*-Arten benutzt) ohne Einschränkung wiederholt, obwohl chon 1904 KLAPÁLEK es „nicht ganz konstant" fand. RIS trennte *fontium* von *ılpinus* Pictet ab, in der Literatur wird zur Unterscheidung der beiden nominellen Spezies eine Reihe von Merkmalen genannt. Danach sei *alpinus* schlanker und ıabe ein quadratisches Halsschild, einen schmalen Kopf, *fontium* sei massiver, nit querem Halsschild und breitem Kopf (über den Wert der Halsschildform gl. BRINCK, 1949; Unterschiede in der relativen Kopfbreite sind zumal bei leinen Tieren schwer zu beurteilen, zumindest sehe ich zwischen manchen von RIS als *fontium* bestimmten Tieren keinen Unterschied gegenüber solchen, die er *lpinus* nannte; auch die unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit -glänzend oder matt- vermag ich nicht festzustellen.) *D. alpinus* habe einen dunklen Fleck n der Anastomose (DESPAX, 1951: „le plus souvent"), *fontium* nicht (ein bra-hypterer Paralectotypus aber mit sehr deutlichem Fleck!). Die unterschiedliche Länge der ♀ Subgenitalplatten wird wegen der großen Variabilität (siehe KÜHTREIBER, 1934) von AUBERT gar nicht mehr zur Artunterscheidung herange-ogen. Die stumpfe Flügelspitze des *fontium* ist auch bei macropteren Individuen Ausdruck der Tendenz zur Flügelverkürzung und darf nicht getrennt von ihr esehen werden; Kurzflügligkeit kommt bei *fontium* in allen Abstufungen vor,

bei *alpinus* nach der Meinung der Autoren dagegen nie. Die unterschiedlich Rückenbehaarung der Larven fand HUMPESCH in einer von ihm untersuchte Population so variabel, daß eine Artbestimmung unmöglich war (persönl. Mttlg.) Die Genitalmerkmale der ♂♂, die RIS anführte, waren Artefakte, Bilder, di bei der Schrumpfung seiner Exemplare entstanden waren. KLAPÁLEKS Abbildun der Abdomenspitze des *alpinus* (1904) sollte die Epiproctform im Vergleic mit *B. imhoffi* illustrieren und war anscheinend nach einem getrockneten Tie angefertigt, denn sie zeigte zwei große Tergithöcker, die in natura nicht existiere KLAPÁLEK erwähnte sie im Text nicht, DESPAX (1951) und ILLIES (1955) sahe darin das wesentlichste Kennzeichen der Art. Das mir vorliegende Materia RIS' ist nach Erweichung in den komplizierten männlichen Genitalapparate ebenso ununterscheidbar wie alle übrigen Exemplare, die ich gesehen hab die Epiprocte beider nomineller Spezies sehen so aus, wie in Abb. 3 f dargestell (KLAPÁLEK, 1912, unterschied die Epiproctspitzen fein als klauenartig *-alpinus* und schnabelartig *-fontium*). Auch AUBERT (i. l.) räumt ein, er habe in diese sonst für die einzelnen Arten so signifikanten Strukturen keine „différence intéressantes" festgestellt. Schließlich soll *alpinus* größere Gewässer in niedrige Lagen, *fontium* Rinnsale in großen Höhen bewohnen, doch ist auch dieser Unter schied „pas tout à fait absolu" (AUBERT i. l.). Auch die Chromosomen sin untersucht worden, erlauben aber im Gegensatz zu verwandten Gattunge *(Perlodes)* die Artunterscheidung nicht (MATTHEY et AUBERT, 1947).

Zusätzlich zu den genannten, leider immer nur in einer Mehrzahl von Fälle zutreffenden Merkmalen habe ich festgestellt, daß die Struktur der Eischale verschieden ist; leider war eine hinreichende Überprüfung der Zuverlässigke des Merkmals mangels Material unmöglich. Immerhin übertreffen Merkmal an den Eiern in der verwandten Gattung *Perlodes* alle übrigen an Konstan (BERTHÉLEMY, 1964). Auf dem Ei von *alpinus* (sensu RIS) sieht man zahlreich weit getrennt stehende Erhebungen verschiedenster Größe, meist (etwa 10 Tiere so wie in Abb. 4 c dargestellt, nur einmal wie Abb. 4 d; *fontium* besitzt größere gedrängt stehende Höckerchen einheitlicherer Größe und wirkt dadurch rege mäßiger gefeldert (4 Exemplare).

AUBERT, der sehr umfangreiches Material der Gattung kennt, findet di Unterscheidung von *fontium* und *alpinus* leicht, ich bin von der Artberechtigun jedoch nicht überzeugt. Ich lege in der Sammlung RIS ein brachypteres ♀ m herauspräparierten Eiern (Murgtal 27.9.1888) als Lectotypus und als Paralecto typen folgende Exemplare fest: Murgtal, 27.9.88, 1 ♀; Furka, 17.8.88, 1 ♂, 1 ♀ Albula, 7.94, 1 ♂, 1 ♀. Von den zahlreichen ursprünglich vorhandenen Syntype des *alpinus* ist nur noch ein einziger erhalten (Museum Berlin), den ich abe nicht als Lectotypus festlege, um nicht nomenklatorische Veränderungen z erzwingen, solange die systematische Situation unklar ist — es handelt sic nämlich um ein ♀ von *fontium* (*alpina* Pict. * Helv. alp. Pict./*fontium* Ris sec

Autor; Katalog-Nr. 2657, sehr gut erhalten). Dies umso weniger, als PICTET sicher auch *fontium* sensu RIS vorlag, nach seiner Beschreibung haben ihm (contra RIS, 1896) beide Formen zur Verfügung gestanden.

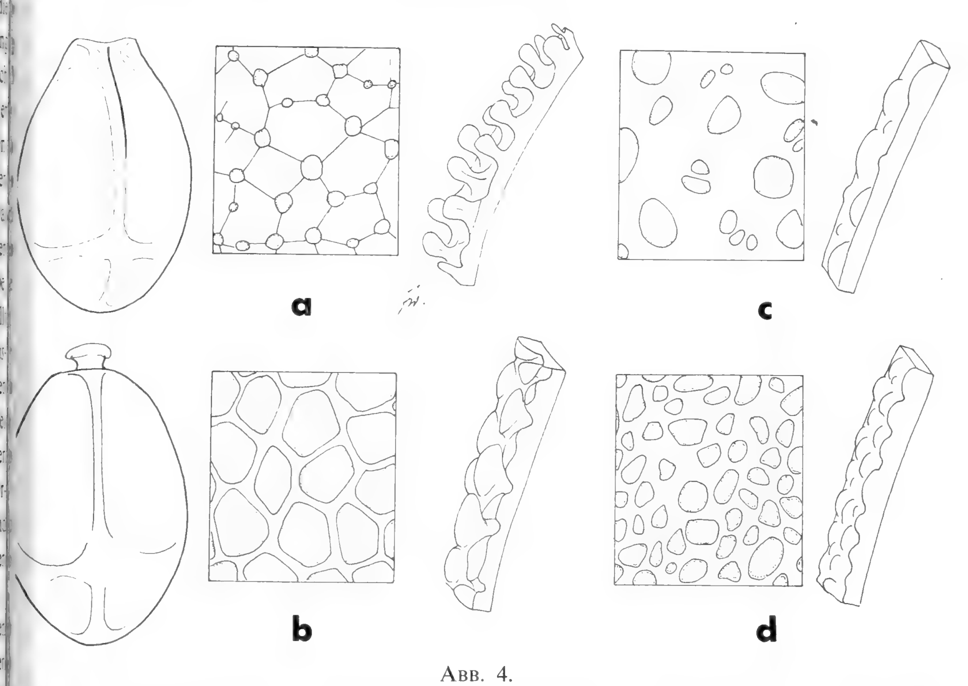


ABB. 4.

Eier von *Dictyogenus*-Arten: *ventralis* (Pictet), Gesamtansicht, Flächenansicht und Blockdiagramm der Schale (a); ebenso für *fontium* (Ris) (b); Oberflächenstruktur und Blockdiagramm der Eischale für zwei Varianten des *alpinus* (Pictet) (c, d).

Dictyogenus ventralis (Pictet)

1841 *Perla (Dictyopteryx) ventralis* Pictet, Perlides: 164-165, pl. 8, fig. 8, 9.

Der Holotypus, ein sehr gut erhaltenes ♀ (nur linkes Vorderbein und linker Fühler fehlen) befindet sich im Museum Berlin (Katalog-Nr. 2658/*ventralis* Kl. Pict. * Balkan Friv.). Die Subgenitalplatte hat PICTET übersehen („huitième anneau abdominal non prolongé"), sie ist halbrund und verdeckt das 9. Sternit nur etwa zur Hälfte. Im Flügel fehlt ein deutliches Netz aus Queradern, in einem Flügel ist nur eine einzige Querader vorhanden.

Die Art ist im Laufe der Zeit von mehreren Autoren beschrieben und abgebildet worden, doch lassen sich die einzelnen Angaben nicht immer miteinander in Einklang bringen; falsch ist KLAPÁLEKS Behauptung, Kopf und Pronotum seien mit langer, dichter goldgelber Pubescenz bedeckt. Eine brauchbare Beschreibung der männlichen Genitalien fehlt bisher, die einzige detaillierte

Zeichnung unter dem Namen *ventralis* stammt von VASILIU und COSTEA (1942), die jedoch die Art mit *Arcynopteryx compacta* McLachlan verwechselt haben.

Angesichts der allgemeinen Schwierigkeiten bei der Trennung von *Dictyogenus*-Arten ist es erfreulich, daß sich die in großer Zahl im Holotypus enthaltenen Eier als sehr kennzeichnend erwiesen. Das Ei ist im Querschnitt dreieckig, die 3 Kanten enden aber nicht wie üblich vor dem Kragen, sondern setzen sich auf diesen fort, beziehen ihn ein; bemerkenswert ist auch die Bedeckung der Eischale mit zahlreichen keulen- oder pilzförmigen kleinen Fortsätzen (Abb. 4 a).

Perlodes intricata (Pictet)

1841 *Perla (Dictyopteryx) intricata* Pictet, Perlides: 152-154, pl. 7., fig. 1-8.

Syntypen (bei der Beschreibung nur aus dem Vallée de Chamonix bekannt) sind nicht erhalten. Ein in der Hauptsammlung in Genf befindliches Exemplar (620-48 Alpes Coll. Pictet) dürfte zu einer Serie ebenso bezettelter Tiere gehören, die aber alle zusätzlich genauere Fundortszettel (Rosegg, Rosegthal oder Rosetschbach geschrieben) aufweisen, den man hier zweifellos aus ästhetischen Gründen weggelassen hat: alle Plecopteren dieses Teils der Genfer Sammlung haben (höchstens!) ein Etikett an der Nadel. Die geläufige Deutung des Namens wurde durch Untersuchungen von BERTHÉLEMY (1964) weiter gefestigt.

Perlodes microcephala (Pictet)

1833 *Perla microcephala* Pictet, Ann. Sci. nat. 28: 59, pl. 6, fig. 4, 5.
1841 *Perla (Dictyopteryx) rectangula* Pictet, Perlides: 159-160, pl. 8, fig. 1-3 (syn. fide BRINCK, 1949).

Der ♀ Holotypus der *rectangula* existiert nicht mehr, eine Bestätigung der Synonymie mit *microcephala* ist nicht zu erhalten. Auch für letztere fehlen Syntypen, im Genfer Museum sind zwar Vertreter der Art vorhanden, doch läßt nichts vermuten, daß es sich um Individuen handele, die PICTET 1833 in Händen gehabt habe. Das gilt auch für 2 ♀♀ im Museum Berlin, der Fundortsteil ihres Etiketts ist verloren gegangen, nach dem Katalogeintrag (Nr. 2656) lautete er „Europa". BERTHÉLEMY hat *microcephala* nach Merkmalen an den Eiern sicher gegen die ähnliche Art *dispar* Rambur abgrenzen können (1964).

Perlidae

ACRONEURIINAE

Acroneuria arenosa (Pictet)

1841 *Perla (Acroneuria) arenosa* Pictet, Perlides: 178-180, pl. 10, fig. 1, 2.

Von den drei Syntypen, die PICTET vorgelegen haben, fand schon RICKER (1938) nur noch das ♀ in der Sammlung Berlin auf, die beiden übrigen Exemplare (Museen in Paris und Neuchâtel) sind verschollen und höchstwahrscheinlich sind sie verloren. Das ♀ im Museum Berlin (Katalog-Nr. 2661) ist *arenosa* im Sinne heutiger amerikanischer Autoren und wird als Lectotypus bezeichnet (*arenosa* Pict. * Pensylv. Zim./Lectotypus Z); gut erhalten, nur ein Fühler fehlt, leichter Fraßschaden am Abdomen. Auch RICKER erwähnte das unter gleicher Katalog-Nummer aufbewahrte ♂; einen Status als Syntypus hat dieses vollständig erhaltene Exemplar (Genpr. Z) nicht, da PICTET es nie gesehen hat.

Gattung *Anacroneuria* — Vorbemerkung

Die Bearbeitung mittel- und südamerikanischer Perliden ist schwierig, denn sie stellen einen Großteil der 280 unsicheren Arten im Katalog der rezenten Plecopteren (ILLIES, 1966). Selbst bei der Mehrzahl der als gültig angesehenen Namen ist kaum mehr bekannt, als den Originalbeschreibungen zu entnehmen ist — und diese Beschreibungen sind aus unten erläuterten Gründen fast alle unzulänglich, ganz allgemein steht einer großen Zahl von Namen ein Minimum sicher deutbarer Beschreibungen gegenüber. Ich bin daher gezwungen, bei der Behandlung des historischen Typenmaterials so vorzugehen, als hätte ich neue Arten einer gänzlich unerforschten Fauna zu beschreiben und kann kaum Angaben über Synonyme machen oder auch nur angeben, welche Arten jeweils ähnlich sein könnten: hierzu wäre nämlich die Untersuchung aller Typen, auch solche scheinbar sicherer nomineller Arten oder ihrer Synonyme, erforderlich.

Das hat seinen Grund teils in der Oberflächlichkeit einzelner Autoren (v. a. NAVÁS), teils aber auch darin, daß bis heute die Auffassungen darüber auseinandergehen, welche Merkmale überhaupt für die Artunterscheidung in Frage kommen. Nach meiner Ansicht sind die verläßlichsten Merkmale für die Bestimmung -wie praktisch ausnahmslos bei allen Plecoptera- in den Genitalorganen beider Geschlechter zu finden.

Zu dieser Meinung komme ich nach Durchsicht von zahlreichen Acroneuriinen, besonders einer Sammlung von *Anacroneuria*-Arten aus Brasilien (Hansa-Brasilien, Sta. Catharina, W. EHRHARDT leg. 1928 und 1929, SENCKENBERG-Museum, Frankfurt). Die ♀♀ dieses Materials lassen sich nach den Geschlechtsorganen 5 Arten zuteilen, die ♂ gehören 4 Arten an (Anzahl der untersuchten Individuen bei den verschiedenen Spezies: ♀♀ 58—23—18—5—3; ♂♂ 31—8—6—4). Die Variabilität der Genitalmerkmale ist unerheblich gering, vor allem bei den ♂♂, Zweifel bei der Zuordnung zu einer der Arten traten nie auf. Eine in Färbung und Größe sehr auffallende Art ist nur durch ♀♀ vertreten, für die verbleibenden 4 Arten sehe ich mich aber außerstande, eine Unterscheidung nach Größe, Gestalt oder Färbung vorzunehmen, bin folglich auch nicht in der Lage, zu erkennen, welche ♀♀ zu welchen ♂♂ gehören. Wegen solcher Schwierigkeiten wäre ich nicht überrascht, wenn sich einige der im Folgenden nach männlichen

oder weiblichen Typen redeskribierten Arten als konspezifisch erweisen sollten, wenn sicher zusammengehörige Pärchen bekannt werden.

Gerade diese Merkmale aber sind bislang völlig vernachlässigt worden die besondere Aufmerksamkeit der Bearbeiter galt und gilt den wenig sichere Farb- und Habitusmerkmalen. Pictet berücksichtigte, seiner Zeit entsprechend Genitalmerkmale gar nicht und verwechselte vermutlich auch hier manche seine eigenen Arten; in dem einzigen Fall, in dem zwei Syntypen einer neotropische Art erhalten geblieben sind, ist es jedenfalls so. Enderlein, der sich mehrfac mit südamerikanischen Perliden befaßte (er glaubte, es mit *Neoperla*-Arten z tun zu haben, da die *Anacroneuria*-Arten wie jene -und zahlreiche andere Genera vgl. Illies, 1964- nur zwei Ocellen haben), gab folgende grundsätzliche Erklärun ab (1909 c): „Formen mit 2 und solche mit 3 Ocellen in eine Gattung wege der Ähnlichkeit der Sexualapparate zu ordnen, wäre ganz unnatürlich. Dagege ist eine Gruppierung der Formen nach den Differenzen der äußeren sekundäre Sexualorgane nur dann angebracht, wenn alle anderen Merkmale versagen, un auch dann nur mit der größten Vorsicht; ...“ Dennoch beschrieb er kurz di Subgenitalplatten der ♀♀ und bildete sie auch gelegentlich ab; danach läßt sic heute, bei Kenntnis der Pictetschen Typen immerhin mit Sicherheit feststellen daß Enderleins Exemplare nicht zu den Arten gehörten, denen er sie zugeordne hat.

Es ist Jewett zuzustimmen, wenn er sagt „... existing descriptions are usuall inadequate to identify material“ (1959 *b*). Auszunehmen ist vielleicht die Studi von Needham und Broughton (1927), deren Zeichnungen unübertroffen sind In dieser Arbeit über mittelamerikanische Perlidae finden sich auch einzeln Abbildungen von *Anacroneuria*-Penes; danach scheint nur Kimmins (1948) ein weitere solche Darstellung gegeben zu haben. Jewett jedenfalls beschreibt nu die ♀♀, denn: „I have been unable to find characters in the aedeagus for separatin the species“ (1958) und „The male genitalia apparently have no specific charac teristics“ (1959 *a*) wogegen „The female genitalia... offer the best specific character when correlated with color of the head and pronotum.“ (1958). Dabei blieb e auch, nachdem er erkannt hatte „There is considerable variation in the colo pattern“ (1959 *a*). Flügeladerung, Form des Pronotum und Körpergröße sieh auch Jewett als wenig kennzeichnende Merkmale an.

Die Identifizierung von *Anacroneuria*-♀♀ scheint mir in der Tat möglich wenn man wie Jewett v.a. den Umriß der Subgenitalplatte, die Sklerite un Chätotaxie des 9. Sternits und außerdem das unten kurz Innensklerit genannt Gebilde sorgfältig beachtet. Es handelt sich um eine Struktur, die sich am End der tief eingestülpten Vagina im 8. Segment befindet und an der die Ovidukt und das Receptaculum seminis ansetzen (oder deren mehrere, eine anatomisch Untersuchung an frischem Material war leider unmöglich; deshalb blieb auch di

ıedeutung eines kurzen, hohlen Chitinzapfens unklar, der in der Mitte der Inter-egmentalhaut zwischen den Sterniten 7 und 8 in den Körper ragt). Das Innen-klerit ist nur an sorgfältig mazeriertem Material sichtbar.

Die Bestimmung der ♂♂ ist in der Regel sicher durchzuführen, wenn man die

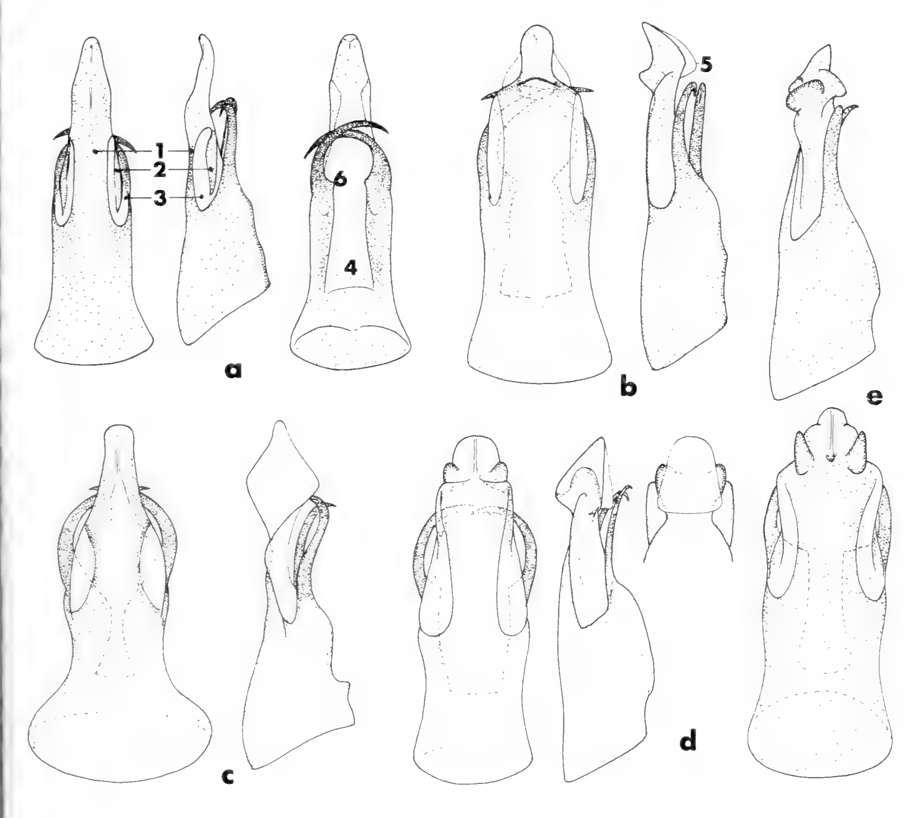


Abb. 5.

nes von *Anacroneuria*-Arten: a *polita* (Burmeister), Holotypus; b *debilis* (Pictet), Holotypus; *itura* (Pictet), Holotypus; d *fenestrata* (Pictet), Holotypus; jeweils links die Dorsal-, dann die teralansicht, rechts die Ventralansicht (in Ruhelage!); e *bifasciata* (Pictet), oben lateral, unten ventral. Ziffern vgl. Text!

ühe nicht scheut, die Penes herauszupräparieren. Durch die Haut des Körpers kennt man auch bei gut mazerierten Stücken nicht genug und kann zu dem schen Eindruck kommen, den Jewett gewonnen hat. Für die Beschreibung r zum Teil sehr komplizierten Strukturen fehlt aber das nötige terminologische ərüst, es muß daher hier wenigstens für die beiden in Pictets erhaltenem Süd-ıerika-Material vertretenen Gattungen der Acroneunïinae geschaffen werden.

Der Penis der *Anacroneuria*-Arten (vgl. Abb. 5) befindet sich in Ruhelage der Ventralseite des 9. Segments, erigiert erhebt er sich in gerader Fortsetzung

des Ductus ejaculatorius über den Rücken des Tieres. Die Gesamtgestalt de Organs ist mehr oder weniger kegelförmig, seine Rückenfläche ist überwiegen sklerotisiert, seine Ventralseite mehr häutig. Ventral fallen zwei große, gleich mäßig in einer Ebene gekrümmte, mit ihren Spitzen einander zugekehrte Hake auf, die etwa auf halber Länge des Penis an dessen Seiten ansetzen. Zwischen de Haken, deren Basalecken (6 in der Abbildung 5!) mehr oder weniger schar gegen die Mittellinie vorspringen, erstreckt sich ein häutiger Streifen, de Ventralausschnitt (4), basad. Seine Länge unterscheidet sich bei den einzelne Arten, doch durchbricht er nie den basalen, geschlossenen Chitinring. Vor de Haken greift die unsklerotisierte Membran der Ventralseite ein wenig nach dorsa über, so daß die Sklerotisierung durch diese Seitenmembran (3) auf ein banc artiges Rückensklerit (1) eingeschränkt wird. Umgekehrt erweitert sich da Rückensklerit kurz vor der Spitze nach ventral, so daß ein Saum an der Ventra seite der Spitze dadurch versteift wird. Von hier aus erstreckt sich meist ei sklerotisierter Seitenstreifen (2) auf die Seitenmembran. Unmittelbar vor de Spitzen der Haken liegt der Gonoporus (5); er wird von der oft hellen, durcl sichtigen aber formkonstanten Penisspitze überwölbt.

Anacroneuria annularis (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) annularis* Pictet, Perlides: 252-253, pl. 25, fig. 3-5.

Die Reste des Holotypus (Kopf und Thorax mit Flügeln, zerbrochen) b finden sich in Genf und lassen sich als *Anacroneuria* spec. ansprechen (so auc FROEHLICH, der das Fragment in Alkohol überführte, auf seinem Etikett). Merl male, die ein Erkennen der Art ermöglichen könnten, weist das Fragment nicl auf, *A. annularis* bleibt ein nomen dubium; nach PICTET stammt sie vermutli aus Brasilien.

Anacroneuria annulicauda (Pictet)

1841 *Perla (Perla) annulicauda* Pictet, Perlides: 249-250, pl. 22, fig. 1-4.
1841 *Perla (Perla) nigrocincta* Pictet, Perlides: 236-237, pl. 22, fig. 5-8; part.
1927 *Anacroneuria sulana* Needham + Broughton, J. New York ent. Soc. 35: 112, pl. 1 fig. 2. nov.syn.
nec *Neoperla annulicauda*, ENDERLEIN, Sber. naturf. Freunde Berlin 3: 175-177, fig.
nec *Anacroneuria annulicauda*, NEEDHAM + BROUGHTON, l.c. fig. 1, 1*a*.

Der einzige erhaltene Syntypus, das von PICTET abgebildete ♀, wird a Lectotypus festgelegt (Museum Berlin, Katalog Nr. 2680: *annulicauda* Pict Mexico Deppe/Lectotypus Z). Außerdem habe ich untersucht: 1 ♀ Syntypus vc *Perla nigrocincta* Pictet (Museum Berlin, Katalog Nr. 2673, Mexico, Deppe) ur 1 ♀ (Museum München): Vulkan Colima, Coll. Joh. LAUE, 10.5.1918 (Mexicc

Diese ziemlich große, mittelamerikanische Art (Spannweite 29 mm) ist eintönig blaßbräunlich gefärbt und besitzt keine auffallende, gut abgesetzte Zeichnung. Es kann daher nicht verwundern, wenn sie wiederholt verkannt und auch von PICTET selbst nicht exakt von anderen Arten getrennt worden ist. Auch ein von KLAPÁLEK (im Museum Wien) als *annulicauda* Pictet bestimmtes ♀ aus Mexico gehört nicht hierher. Hinzu kommt, daß PICTET ein kleineres, dunkleres ♂ aus Brasilien (Museum Wien, existiert nicht mehr) hierher stellte, wenngleich mit Vorbehalt, so daß man die Art sowohl in Mittel- wie in Südamerika antreffen zu können glaubte, was wenig wahrscheinlich ist.

Ich gebe eine Neubeschreibung nach dem Lectotypus: Grundfärbung blaßbraun, auf dem Kopf hebt sich die schwarze Randung der Ocellen gut ab, ein zwischen und vor ihnen sich ausbreitender, fast den ganzen Vorderkopf (außer der hellgelben M-Linie) bedeckender ockerfarbener Fleck ist nur unscharf begrenzt. Ebenso ist die Zeichnung des Prothorax weitgehend diffus, nur ein ockerfarbener Mittelstreifen hebt sich durch feine, gelbliche Randung ein wenig ab, die Seiten sind ockerfarben wie die Mitte, jedoch durch Muskelansätze uneben. Äußerster Saum des Halsschildes wieder etwas heller. Beine hell, gelbbraun, dunklere Schatten an den Knien und an den letzten Tarsengliedern, der schwarze Halbring des Gelenkbandes am Knie im Innern der Femora tritt deutlich hervor. Kennzeichnend soll nach PICTET vor allem die schon an der Basis der Cerci hervortretende Ringelung sein — sie ist aber beim Typus und den beiden anderen Exemplaren alles andere als deutlich. Die geschilderte Zeichnung ist bei dem Syntypus von *nigrocincta* ein wenig kontrastreicher, die Ringe um die Ocellen sind zu einem kleinen Fleck verschmolzen, die Beine sind von der Mitte der Femora ab distal dunkler, aber noch immer blaß. Diese geringfügigen Farbunterschiede fallen bei der großen Übereinstimmung in den Genitalorganen jedoch nicht ins Gewicht.

Genitalorgane ♀ (Abb. 6 *c*): Sternit 8 sehr lang, 9. Sternit weitgehend verdeckend. Sein Hinterrand in zwei breite, seitliche Lappen ausgezogen, dazwischen im Bogen tief ausgeschnitten, in dem Ausschnitt unweit der Mitte aber noch zwei kleine, nach außen weisende spitze Loben. Auf der Fläche des Sternits beim Lectotypus zwei unregelmäßige, divergierende Reihen etwas stärkerer Haare, bei den beiden anderen Exemplaren nur einzelne Haare. Mitte der Platte zwischen den Haarreihen kahl und unpigmentiert. Sternit 9 mit einfachen Seitenteilen, das Mittelfeld seitlich mit zwei caudal verbreiterten Feldern großer Borsten, dazwischen fein behaart. Vor dem Segmenthinterrand zwei dunkle, derbe Sklerite, deren gerader Vorderrand etwas schräg nach vorn gerichtet ist, deren Hinterrand außen parallel zum Segmentrand liegt, zur Mitte hin aber von diesem abweicht, so daß hinter den beiden Skleriten ein heller, dreieckiger Fleck bleibt. Die Sklerite nur an ihrem Hinterrand fein behaart, sonst kahl, blank und glatt. Sternit 10 einfach, in der Mitte etwas verlängert, ebenso das 10. Tergit, das einen kleinen ovalen, den Segmenthinterrand nicht erreichenden kahlen Fleck in der Mitte besitzt.

Paraprocte und Cerci ohne Besonderheiten, ungefähr das 6. oder 7. Glied der Cerci so lang wie breit.

Nach der Abbildung 1 (Enderlein, 1909 *a*) ähnelt *Neoperla guatemalensis* Enderlein der *annulicauda*; Gewißheit über eine mögliche Synonymie vermag nur die Untersuchung der Typen zu bringen. Auch die Typen von *A. sulana* Needham und Broughton lagen nicht vor, doch passt die Abbildung der Genitalien so genau auf *annulicauda*, daß ich nicht zögere, *sulana* einzuziehen.

Anacroneuria bifasciata (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) bifasciata* Pictet, Perlides: 231-232, pl. 20, fig. 6, 7.

Der Status der species inquirenda konnte durch Untersuchung des Holotypus geklärt werden (♀, im Museum Berlin: *bifasciata* Kl. Pict.* Columb. Moritz (grün, H)/Kat. Nr. 2672; gut erhalten, nur 2 Beine und die Cerci bis auf die hellen Grundglieder fehlen). Neu für Venezuela: Maracay, coll. P. Vogl, 1 ♀ in Staatssammlung München.

Eine sehr schöne, bunt gefärbte Art, 11 mm lang, 34 mm Spannweite. Gelb mit schwarzem Querband von Auge zu Auge, Pronotum mit ringsum gelb gerandetem schwarzem Zentralfleck; Fühler und Palpen völlig, Cerci bis auf die gelbe Basis schwarz. Beine schwarz, nur die Basalpartie der Femora gelb, vorn nur sehr wenig, am Mittelbein bis zur Mitte, am Hinterbein fast 2/3 hell. Flügel gelblich, die Costal-Subcostalregion besonders intensiv gefärbt, mit braunschwarzer, scharf begrenzter Zeichnung. Im Vorderflügel sind der Analwinkel, ein Querband etwas distal der Mitte und der Apex dunkel, die Hinterflügel sind ähnlich gezeichnet, doch ist die ganze Neala dunkel und mit dem mittleren dunklen Querband hinten verbunden, so daß von der Costa her ein heller Fleck in ein dunkles Feld vordringt. Von Pictet gut beschrieben und abgebildet, nur die helle Basalzeichnung der Flügel wird nicht genügend deutlich.

Genitalorgane ♀ (Abb. 6*a*): Subgenitalplatte mit welligem Caudalrand, vier schwache Lappen sind abgesetzt, die mittleren etwas stärker als die flachen seitlichen Loben. Mittelfeld des 8. Sternits etwas stärker pigmentiert, einfach behaart, durch eine hellere, unbehaarte Falte abgegrenzt. Sternit 9: Seitenteile von dem lang dreieckigen, bis unter die Mitte des 8. Sternits vorragenden, dunklen und fein behaarten Mittelteil (dieser nur in der Mitte und an den Seiten mit vereinzelten unwesentlich längeren Haaren besetzt) durch einen kahlen, fast unpigmentierten Zwischenraum geschieden. Die Seitenteile nur außen und distal behaart, innen kahl und weich, der dem Mittelfeld benachbarte Rand aber wieder besonders dunkel und derb, wie ein mediad-cephalad weisender Fortsatz erscheinend. Intersegmentalhaut zwischen den Sterniten 9 und 10 derb, in der Mitte mit halbkreisförmigem hellerem Feld. Sternit 10 verlängert, etwa so weit caudal vortretend wie Tergit 10

dieses mit schmaler, unbehaarter Längslinie in der Mitte. Zwischen den Sterniten 8 und 9 die tiefe, sich trichterartig einsenkende Vagina, deren Dorsalwand deutlich fester ist als die Ventralwand. Am Ende das Innensklerit: zwei auffallende, gewölbte dunkle Flecke, vor und über ihnen zwei faltige, tellerförmige Hautgebilde, dazwischen die üblichen Hautzipfel (Ansätze von Oviducten, Receptacula).

Genitalorgane ♂: zu dieser Art stelle ich ein kleines ♂ (Spannweite ca. 20 mm), das den beiden ♀♀ bis auf das Fehlen des unscharfen, dunklen Halsschildflecks in der auffälligen Färbung völlig gleicht (Museum Wien: El Pillar, Carupano, Venezuela, 1000 m, Heyne leg.; Genpr. Z). Paraprocte normal, Nagel des 9. Sternits kurz, perlenartig. Penis dem der *A. fenestrata* ähnlich, plump, vor der Basis etwas verengt (Abb. 5 *e*). Zangen vor der Mitte ansetzend, Basalecken scharf, Ventralausschnitt tief. Seitenmembranen reichen bis zur Mitte, die Seitenstreifen in ihnen heben sich nicht stark ab. Rückensklerit schmal, zur breiten Spitze verbreitert. Spitze sehr kompliziert gestaltet, auffällig sind zwei lang dreickige, in Seitenansicht etwa nierenförmige dunkle Höcker. Zwischen ihnen ein hoher Mittelkiel, dessen höchster Punkt in Seitenansicht vor den Höckern liegt und von dem die Kontur geschwungen zur scharfen Spitze abfällt; deren Ventralrand gerade, vor den Höckern durch seitliche Auswüchse (dorsal treten sie als deutliche Beulen in Erscheinung), die weit ventral vorspringen, überragt.

Anacroneuria cincta (Pictet)

Perla (Perla) cincta Pictet, Perlides: 229-230, pl. 20, fig. 5.

Der ♀ Holotypus (Museum Paris) ist verschollen, die von Needham und Broughton (1927) vorgenommene Interpretation der Beschreibung läßt sich nicht sichern.

Anacroneuria debilis (Pictet), comb. nov.

Perla (Perla) debilis Pictet, Perlides: 255-256, pl. 26, fig. 4.

Der Status der species inquirenda konnte durch Untersuchung des Holotypus eklärt werden (♂, im Museum Berlin: *debilis* Pict.* Brasil. Sell (grün, H) Kat. Nr. 2682; schon zu Pictets Zeiten schlecht erhalten, aber noch gut kenntlich). Blaß gelblich, Kopf mit bräunlichem Fleck zwischen den beiden Ocellen, der sich ach vorn verjüngt und hinter der Stelle, wo bei anderen Genera der dritte Ocellus teht, in zwei zu den Seiten hin verstreichende Bänder gegabelt, unscharf begrenzt. Davor auf dem Vorderkopf ein schwach bräunlicher, verwaschener Fleck. Pro-otum jederseits der hellen Medianen mit einem breiten bräunlichen Band, das en äußersten Seitenrand hell läßt. Pterothorax, Abdomen und Beine sowie Cerci

(nur Stümpfe erhalten), hell, ohne deutliche Zeichnung. An den Beinen ist die von PICTET betonte starke Verbreiterung der Hintertibien gut zu sehen, sie ist aber den ♂♂ vieler Arten in mehreren Gattungen eigen. Spannweite etwa 22 mm.

4 genitaliter gut mit dem Typus übereinstimmende ♂♂ (Hansa Brasilien, Sta. Catharina, W. EHRHARDT leg. 1928-1929; SENCKENBERG-Museum, Frankfurt) sind deutlich dunkler, ihre Beine sind deutlich zweifarbig, Schenkel (in vom Vorder- zum Mittelbein zunehmendem Maße) basal gelblich, sonst schwarzgrau. Flügel rauchig getrübt. Etwas kleiner, etwa 20 mm Spannweite.

Genitalien ♂ (Abb. 5 *b*): Subgenitalplatte mit Nagel, Paraprocte normal, uncharakteristisch. Penis kräftig, gestreckt, die Haken deutlich vor der Mitte ansetzend. Mittelteil ziemlich parallel, zur Basis nur mäßig in konkaver Linie erweitert, zur Spitze abrupt verengt, so daß zwei auffällige stumpfe Winkel gebildet werden. An der Einengung mit deutlichem Querkiel über den Rücken, die eigentliche schmale, terminal ganz schwach wieder erweiterte Penisspitze ohne deutlichen Längskiel. Innenecken scharf, zahnartig vorspringend, der lange und recht breite Ventralausschnitt zur Basis breiter werdend. In Seitenansicht steht der Querkiel deutlich über die restliche, fast gerade, flache Rückenfläche hoch, wird aber fast noch von der beträchtlich aufgebogenen Spitze überragt. Bauchlinie am Ende des Ventralausschnitts nur schwach gewinkelt, von da allmählich zum Hakenansatz hin hochgeschwungen. Membran um den Gonoporus deutlich vortretend. In den Seitenmembranen ein nur ganz unscharf begrenzter Seitenstreif, ein gelblicher, undeutlicher Längswisch.

♀ nicht sicher bekannt. Es ist sehr fraglich, ob die (1909 *a*) von ENDERLEIN unter diesem Namen beschriebenen Exemplare aus Sta. Catharina hierher gehören, da die Zuordnung nur nach den Farb- und Größenangaben PICTETs erfolgt sein kann.

Anacroneuria dilaticollis (Burmeister)

1839 *Perla dilaticollis* Burmeister, Handbuch 2: 880.

In der Sammlung in Halle befindet sich beim Originaletikett (*dilaticollis*', Bras.) ein Hinweis auf das von FROEHLICH in Alkohol überführte ♀, den Holotypus. Er ist zwischen Pro- und Mesothorax zerbrochen, aber sonst gut erhalten und diente zur Anfertigung der Beschreibung:

Mittelgroß (Länge des Vorderflügels 12 mm), hell. Auf dem Kopf nur der Raum zwischen den beiden Ocellen bräunlich, diese jeweils auf den Hinter- und Innenseiten mit einem dunklen Ring. In der Mitte des Frontoclypeus ein weiterer kleiner bräunlicher Fleck, sonst hell, die Tentoriums-Ansätze heben sich als dunklere Stellen ab. Pronotum mit Ausnahme der scharf begrenzten, schmalen Mittelinie und des unscharf abgesetzten äußersten Seitenrandes bräunlich. Beine

gelbbraun, leichte, undeutlich begrenzte Verdunklungen an der Basis und am Distalende aller Tibien.

Genitalorgane ♀ (Abb. 6 *e*): Subgenitalplatte sehr lang, Sternit 9 ganz verdeckend, der Hinterrand undeutlich 4-lappig; die Seitenlappen nur als stumpfe Winkel in der Kontur angedeutet, Mittellappen länger und klarer vortretend, durch einen breit V-förmigen Einschnitt (etwa so tief, daß sein hinterster Punkt auf gleicher Höhe liegt wie die Seitenlappen) voneinander getrennt. Das verdeckte 9. Sternit in seiner Mittelregion im distalen Teil mit einigen stärkeren, sich aus der Grundbehaarung abhebenden, mediad weisenden Haaren; der Borstenrand am Segmenthinterrand deutlich stärker als auf den vorderen Segmenten. Sternit 10 ganz ohne Borstensaum, wenig verlängert. Paraprocte normal. Innensklerit bei dem unvollkommen aufgehellten Individuum nur schwach sichtbar, groß, an den Flugsamen einer Ulme erinnernd.

♂: nicht sicher bekannt; es ist sehr unwahrscheinlich, daß die von NEEDHAM und BROUGHTON, 1927 und JEWETT, 1958, *dilaticollis* genannten Tiere aus Mexiko wirklich zu dieser Art gehören.

Anacroneuria fenestrata (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Chloroperla) fenestrata* Pictet, Perlides: 281-282, pl. 31, fig. 1-4.

Durchaus kein nomen oblitum (ILLIES 1966), da nicht nur von ENDERLEIN 1909 *c*) mit *A. pehlkei* (Enderlein) verglichen, sondern auch zwei Mal von NAVÁS gemeldet (1928 für Coroico, Bolivien, 1936 für Brasilien, Rio de Janeiro) und 1934 mit der etwas größeren *A. lacunaris* (Navás) verglichen, sondern, wie die Untersuchung des Holotypus zeigte, species propria (♂, im Museum Berlin: *fenestrata* Pict.* Columb. Mor. (grün, H)/Kat. Nr. 2697; nicht sehr gut erhalten, Extremitäten und Flügel der rechten Seite abgebrochen, aber noch vorhanden).

Körper ca. 7 mm lang, Spannweite 20 mm. Hellgelb, Fühler, Spitzen der Schenkel, beide Enden der Tibien und die Tarsen sehr dunkel. Flügel dunkelbraun, Adern braun bis braungelb mit Ausnahme der weithin gelben Costa und mit Ausnahme eines großen, runden Fensterflecks im äußeren Teil der Flügel. Flügelbasis ebenfalls gelblich-bräunlich.

Genitalorgane ♂: Subgenitalplatte mit Nagel, jedoch wie Paraprocte ohne artspezifische Besonderheiten. Penis von bezeichnender Gestalt (Abb. 5 *d*), plump, gedrungen, im hinteren Drittel deutlich eingezogen, basal aber wieder erweitert. Zange schlank, mit scharfer Innenecke, etwas vor der Mitte des Penis ansetzend. Ventralausschnitt breit und tief. Die Seitenmembranen reichen nur wenig über die Mitte hinaus basad, Rückensklerit zur Spitze verbreitert. Ein scharf begrenzter, aber nur sehr heller und darum schwer sichtbarer Seitenstreif vorhanden. Vorderteil mit annähernd geraden, parallelen Seiten, dann plötzlich absatzartig zu der

plumpen, breiten Spitze verengt, deren Kontur noch durch einen dunklen Höcker jederseits vor dem Absatz unterbrochen wird. Spitze mit Längskiel, der auf dem höchsten Punkt (Seitenansicht) endet, etwa dort, wo sich am Seitenrand der abrupte Absatz befindet. Die davor liegenden Höcker in Seitenansicht sichelartig geschwungen, nach vorn gebogen. Spitze im Profil mit geradem Ventralrand und geradem, zum gerundeten Scheitelpunkt im Winkel von etwa 45° aufsteigendem Oberrand, vom Scheitelpunkt steil, aber nicht unvermittelt abfallend. Seitenränder des Rückensklerits nur unwesentlich höher gelegen als seine Mitte. Membranen des Gonoporus kaum vortretend. Die auf die Ventralseite vorn übergreifenden Teile des Rückensklerits ein bißchen dreieckig zur Medianen vorspringend. Seitenstreif deutlich, aber nicht auffällig.

Die Art ähnelt *pehlkei* End., die sich aber durch ihre größere Gestalt und die sehr dunkle Zeichnung auf Kopf und Thorax unterscheidet. Mir liegt 1 ♂ unbekannter Provenienz vor (Coll. Illies), das *fenestrata* auch genitaliter nahe steht, aber von ihr ohne weiteres zu unterscheiden ist.

Anacroneuria hyalina (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) hyalina* Pictet, Perlides: 247-248, pl. 21, fig. 5-8.
1909 *Neoperla annulicauda*, Enderlein (nec Pictet!), Sber. naturf. Freunde Berlin 3: 175-177, fig. 8 (fide Klapálek 1922).
1922 *Anacroneuria mollis* Klapálek, Ann. Soc. Ent. Belg. 42: 92 nov. syn.
nec *Neoperla hyalina*, Enderlein, l.c.: 171-173, fig. 9.

Pictet gab eine allgemeine Beschreibung der mittelgroßen Art (Länge des Vorderflügels 17 mm), vor allem unter Berücksichtigung der leider gar nicht charakteristischen Färbung; er verglich sie mit *xanthenes* Newman und seinen Arten *annulicauda* und *longicauda*. Er unterschied eine hellere und eine dunklere Variante, ohne die eine als typisch, die andere als abweichend zu bezeichnen. Tiere beider Formen sind also Syntypen im Sinne des Artikels 72*b* der Nomenklaturregeln, die Einschränkung (Varianten) kann nicht angewendet werden. Bei dem einzigen erhaltenen Syntypus, einem ♀, scheint es sich um die dunklere Form zu handeln, doch ist das nicht sicher zu entscheiden.

In einer posthumen Veröffentlichung Klapáleks wurde eine *Anacroneuria mollis* beschrieben und „*Perla hyalina* Pict., partim" als Synonym dazu gestellt. Ob Klapálek noch mehrere *hyalina*-Syntypen sah oder lediglich den auch heute noch vorhandenen, und sich im übrigen durch Pictets oder auch Enderleins Beschreibung hat leiten lassen, ist ungewiß. Jedenfalls definierte er den eingeschränkten Gebrauch des Namens *hyalina* nicht neu, es ist nicht zu ermitteln, ob er die helle oder die dunkle Form für die echte *hyalina* hielt, einen Lectotypus für das ältere Taxon legte er nicht fest. *A. mollis* ist nach der Originalbeschreibung ebensowenig deutbar wie *P. hyalina*, beide sind species inquirendae, wenn auch

nur *hyalina* ausdrücklich so eingestuft worden ist (ILLIES, 1966). Obwohl in KLAPÁLEKS Diagnose der *mollis* das Typusexemplar von *hyalina* nicht ausdrücklich genannt wird, ist es ein Syntypus von *mollis* im Sinne der Nomenklaturregeln: die in der Beschreibung hergestellte Synonymie und die Etikettierung des *hyalina*-Syntypus (s. u.) zeigen eindeutig, daß KLAPÁLEK seine Art auf dieses Individuum ebenso gegründet hat, wie auf die weiteren aufgezählten ♀♀ in den Museen London (nicht mehr vorhanden, fide KIMMINS, 1970), Greifswald und Berlin. Ich lege den Syntypus von *hyalina* als Lectotypus dieser Art und zugleich als Lectotypus von *mollis* fest und ziehe letzteren Namen als jüngeres Synonym ein.

Der Typus befindet sich in Wien und ist etikettiert: Vidit Pictet 1842/ *hyalina* det. KEMPNY/Hofmuseum/*Thor* 853/*mollis* Klapálek/Lectotypus *Perla hyalina* Z/Lectotypus *Anacroneuria mollis* Z; Genpr. Z.

Genitalorgane ♀: sehr ähnlich *longicauda* Pictet, wie bei dieser Subgenitalplatte mit vierlappigem Rand (Abb. 6 *b*), innere Lappen kürzer als die äußeren, durch einen sehr spitzen Einschnitt voneinander getrennt. Die Absetzung gegen die Außenlappen erfolgt ebenfalls durch einen spitzen Einschnitt, der aber flacher ist als bei *longicauda* und nicht so tief wie der mittlere Einschnitt. Außenlappen schmaler als bei *longicauda*. Verteilung der Borsten auf Sternit 9 erinnert an *longicauda*, das Mittelsklerit ist jedoch vorn schärfer begrenzt und zieht sich nicht so diffus längs der Borstenflecken hin wie bei jener. Innensklerit transparent, schwer zu erkennen, zwei kleine Halbkreise und vor ihnen ein an ein Kleeblatt erinnerndes häutiges Gebilde sind sichtbar.

Anacroneuria litura (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) litura* Pictet, Perlides: 242-243, pl. 24, fig. 1-3.

Untersuchung des Holotypus ergab, daß sich hinter diesem undeutbaren Namen eine spec. propria verbirgt (Holotypus ♂, im Musuem Berlin: *litura* Pict.* Mexico Deppe (grün, H)/Kat. Nr. 2678; bis auf die Cerci gut erhalten). Diese ziemlich kleine Art (Spannweite 20 mm) fällt durch ihre braungrau verdunkelten Flügel auf, Costal- und Subcostalregion kräftiger braun. Fühler dunkel, Kopf braungelb, ein kleiner, undeutlich begrenzter Fleck zwischen den Ocellen und vor allem der Rand des Frontoclypeus, speziell über den Wurzeln der Antennen, dunkler. Pronotum bis auf einen gelblichen Mittelstreifen von knapp 1/4 Halsschildbreite braunschwarz. Mesothorax mit gleicher Farbverteilung, doch insgesamt heller und nicht so kontrastreich. Übriger Körper braungelb, Beine zweifarbig, Farben scharf begrenzt: Vorderbeine bis auf das Basaldrittel der Femora schwärzlich, an den Mittelbeinen die basalen Schenkelhälften und ein Fleck in der Mitte der Tibien gelblich, an den Hinterbeinen Femora bis auf die Spitzen und Tibien außer an beiden Enden gelblich.

Genitalorgane ♂: Subgenitalplatte einfach spitzbogig mit randständigem kurzem Nagel, wie Tergit 10 und Paraprocte ohne Besonderheiten. Penis (Abb. 5 *c*) kurz, gedrungen, von der Mitte zur Basis stark, fast auf die doppelte Breite anwachsend, zur Spitze in geschwungener, glatter Linie verengt. Spitze mit ganz leicht konkaven Seiten, terminal geringfügig erweitert, gerundet. Rückensklerit in der Mitte sehr schmal, an den Seiten etwas stärker pigmentiert. Zangen kräftig, ihre verrundeten Basalecken weit zur Mitte vorgerückt, Ventralausschnitt klein, zur Basis verbreitert. In Seitenansicht ist die Spitze sehr groß, rhomboid, gerade vorgestreckt. Die Rückenlinie steigt zur Basis leicht an, in der Mitte ein unscheinbares Höckerchen, davor bildet der aufgeworfene Seitenrand des Rückensklerits ein Höckerchen, Mitte jedoch nicht viel tiefer liegend. Bauchkante am Beginn des Ventralausschnitts zahnartig dorsad geknickt, weniger scharfwinklig erneut am Ansatz der Zangen nach oben gebogen.

Anacroneuria longicauda (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) longicauda* Pictet, Perlides: 238-239, pl. 23, fig. 1-4.
1932 *Nedanta isoscelia* Navás, Rev. Chilena Hist. Nat. 36: 88, fig. 13 nov. syn.
nec *Neoperla longicauda*, ENDERLEIN, Sber. naturf. Freunde 3: 163-164, fig. 2.

Bisher ein nomen dubium, jetzt durch Untersuchung des Holotypus al gute Art ausgewiesen. Untersuchtes Material: der ♀ Holotypus von *P. longicauda* (Museum Berlin: *longicauda* Pict.* Brasil v. Langsdf. (grün, H)/Kat. Nr. 2674 rechts fehlen Fühler, Vorder- und Hinterbein; Tergit 10 beschädigt, linker Cercu fehlt) und der Holotypus von *N. isoscelia* (♀, Museum Hamburg: *Nedanta isoscelia* Navás Typus Brasilien 1929-30 Sta. Catharina Boiteuxburgo 800 m P. Nissfeldt leg. Eing. Nr. 123, 1930/Transf. to alcohol May, 1968 C. G. FROEHLICH/*Anacroneuria longicauda* (Pict.) (=*N. isoscelia* Nav.), nov. syn. det P. ZWICK 1970).

Ziemlich groß (Gesamtlänge 19 mm), hellbräunlich-gelblich, ohne charakteristische Zeichnung. Geringfügig dunkler ist ein großer Fleck zwischen und vo den Ocellen, der einen hellen Rand und einen hellen Schläfenfleck freiläßt. Mitte des Prothorax breit gelbbraun, an den Seiten etwas dunklere, unscharfe Längsbänder, die den Außenrand nicht erreichen. Beine einfarbig gelbbraun. Cerc hell, nicht deutlich geringelt, schon das 3. Glied etwa so lang wie breit. Flüge bräunlich-gelb, der Costalraum mehr braun.

Genitalorgane ♀ (Abb. 6 *d*): Subgenitalplatte vierlappig, die seitlichen Lappen breit, fast kreisförmig gerundet, die mittleren kleiner und konisch, zwischen ihnen ein schmaler, aber am Grunde abgerundeter Einschnitt. Auf den Außenlappen eine geschwungene Falte, die vorn den Mittelteil der Platte begrenzt Sternit 9: Mittelfeld nur hinten kräftig sklerotisiert und pigmentiert, sein Rand mit zarter Behaarung. Hinterrand leicht nach vorn gewinkelt, in der Mitte an

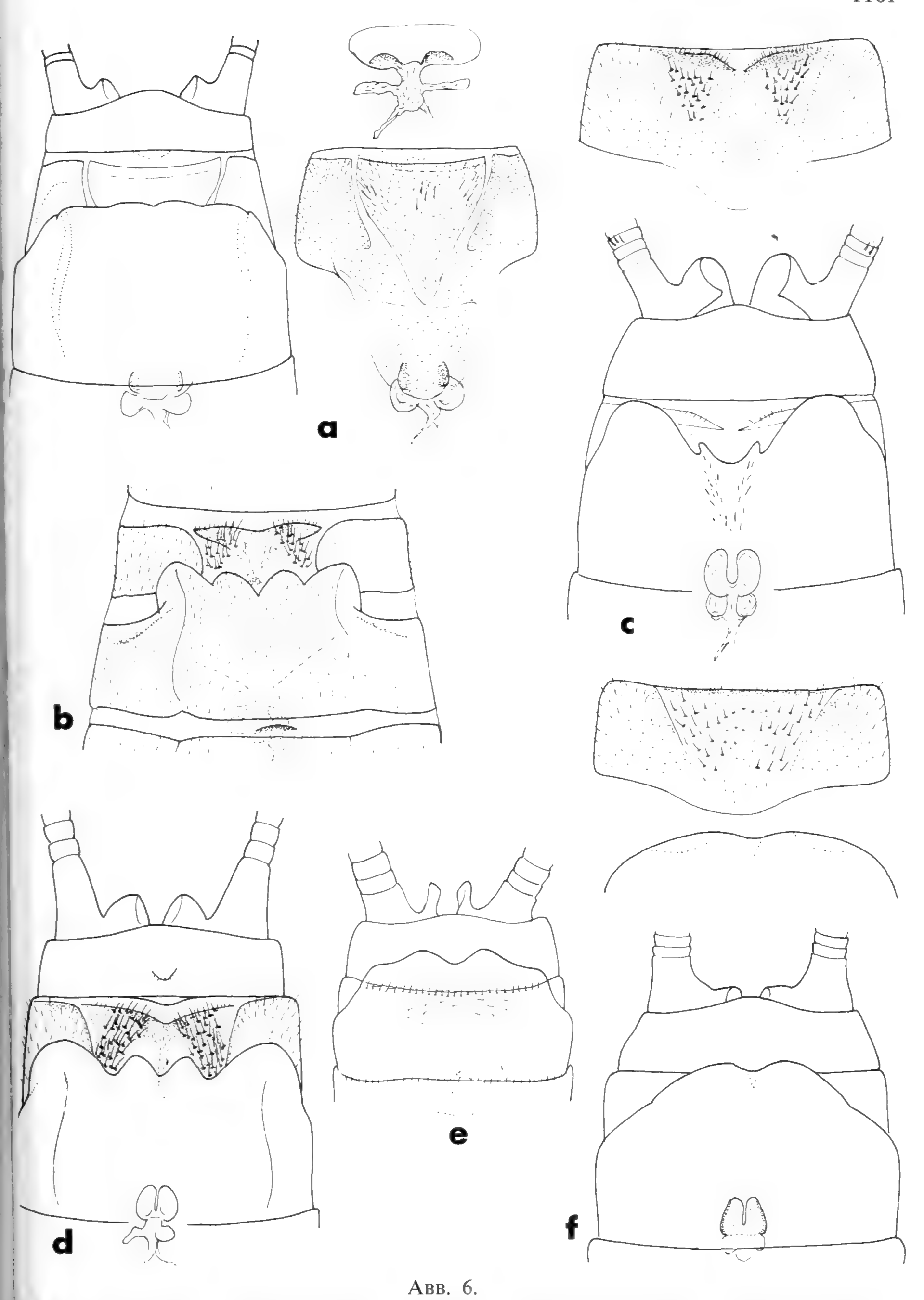


ABB. 6.

ɜnitalmerkmale von *Anacroneuria*- ♀♀: a *bifasciata* (Pictet), rechts daneben das Innensklerit opt. Querschnitt und 9. Sternit im Detail, Holotypus; b *hyalina* (Pictet), Lectotypus; c *annuli-ɥda* (Pictet), oben das 9. Sternit, Lectotypus; d *longicauda* (Pictet), Holotypus; e *dilaticollis* urmeister), Holotypus; f *nigrocincta* (Pictet), oben Sternit 9, darunter Sternit 8 mit umgeschlagenem Rand, Lectotypus.

stärksten. Seitenbehaarung des Mittelfeldes auffallend stark, lang und fast bürstenartig, nach hinten und innen gerichtet. Die Behaarung auf dem schmalen, langen Mittelstreifen fein aber deutlich. Intersegmentalhaut 9/10 mit bogenförmigem Ausschnitt in der Mitte, dahinter auf Sternit 10 ein kleiner Höcker. Innensklerit unpigmentiert, rundlich, mit schmalem, tiefem Einschnitt am Hinterrand.

Die vierlappige Form der Subgenitalplatte ist bei *Anacroneuria*-Arten sehr häufig, unter den von PICTET beschriebenen Arten kommt sie z. B. bei *hyalina* vor (siehe dort). Die von ENDERLEIN mit *longicauda* verwechselte Art ist nicht näher bestimmbar. NAVÁS' Angabe, *N. isoscelia* habe 3 Ocellen, ist falsch; JEWETT wurde dadurch irregeführt und hielt *N. isoscelia* für artgleich mit *Kempnyia varipes.*

Anacroneuria morio (Pictet), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) morio* Pictet, Perlides: 272-273, pl. 30, fig. 1-5.

Eine durch ihre ganz einheitlich glänzend schwarze Färbung auffallend kleine Art. PICTET wies auf eine gewisse habituelle Ähnlichkeit mit Nemouriden hin, es handelt sich aber nicht um eine Notonemouride (wie ILLIES, 1966, danach annahm), auch nicht um ein nomen oblitum. Durch Fraßschaden an der Abdomenspitze des Holotypus (♂, Museum Berlin: *morio* Kl. Pict.* Columb Moritz (grün, H)/Kat. Nr. 2688; rechte Flügel, 5 Beine, beide Fühler und Teil der Cerci vorhanden, aber lose im Glas, am Körper nur noch die linken Flüge beschädigt. Spitzen beider Hinterflügel mißgebildet: asymmetrisch entstehen durc Aderverschmelzungen einige überzählige Zellen im Bereich der Sc und des Rs) is der Penis verloren gegangen, die Art wird dennoch an den äußeren Genitalorgane zu erkennen sein. An den Paraprocten fällt die Kürze und scharfe Zuspitzung au am Tergit 10 eine deutliche Verstärkung des Hinterrandes, vor allem über de Cercusinsertion; danach könnte man versucht sein, die Art bei *Kempnyia* ein zureihen. Dagegen spricht die Form des 9. Sternits: es ist gleichmäßig gewölb und glatt, allerdings ohne Nagel.

Anacroneuria nigrocincta (Pictet)

1841 *Perla (Perla) nigrocincta* Pictet, Perlides: 236-237, pl. 22, fig. 58, partim!
nec *Anacroneuria nigrocincta*, NEEDHAM + BROUGHTON 1927, J. N. Y. ent. Soc. 35 fig. 3, 3*a*, 3*b*.
nec *Anacroneuria nigrocincta*, JEWETT 1958, Am. Midl. Nat. 60: 164-165.

Die Untersuchung des Lectotypus ergab, daß der Name auf eine ander (nicht näher anzusprechende und daher auch nicht neu benannte!) Art bezoge worden ist. Lectotypus ♀ (Museum Berlin): *nigrocincta* Pict.* Mexico Depp

(grün, H)/Kat. Nr. 2673/Lectotypus Z. Der zweite Syntypus, ebenfalls 1 ♀, gehört einer anderen Art an: siehe unter *A. annulicauda*! Der ♂ Syntypus fehlt.

PICTETS Angaben über die Färbung sind unzuverlässig, da er zwei zu verschiedenen Arten gehörende ♀♀ und ein seinen eigenen Angaben nach kleineres und helleres ♂, das mir unbekannt ist, vermengt hat. Der Lectotypus ist blass gelbbraun, die Fühler sind braun. Auf dem Kopf nur die Ringe um die beiden Ocellen dunkel. Prothoraxmitte hell, ein unregelmäßiger, wellig begrenzter Streifen an den Seiten dunkelbraun, der äußere Saum aber gelblich. Mesothorax zwischen den Flügeln bräunlich, sonst hell. Beine hell, die dunkle Zeichnung (wie stets bei den Vorderbeinen am stärksten entfaltet) sehr schwach, unscharf begrenzt und auf die Spitzen der Femora, basale und distale Enden der Tibien und die Spitzen der Klauenglieder beschränkt; Cerci hell. Das Tier ist kleiner als *annulicauda* und entspricht der unteren Grenze der von PICTET angegeben Größe: Länge 18 mm, die des Vorderflügels 14,5 mm. Typus gut erhalten, nur ein Fühler, die Spitzen der Cerci und linkes Vorder- und Mittelbein fehlen.

Genitalorgane ♀ (Abb. 6*f*): Sternit 8 im Bogen verlängert und das 9. Sternit fast völlig verdeckend. In der Mitte des Hinterrandes der Subgenitalplatte ein kleiner, bogenförmiger Einschnitt, Rand dadurch zweilappig, seine seitliche Rundung durch eine sehr unscheinbare Kerbe unterteilt. Die beiden Lappen sind beim Typus umgeschlagen (in der Abbildung also künstlich hervorgezogen), der Hinterrand wirkt dadurch regelmäßig flachbogig mit kleiner, flacher Delle. Ob dies die natürliche Haltung ist, kann z. Zt. nicht beurteilt werden. Sternit 9 einfach, die Gliederung in Mittelfeld und Seitenfelder wenig auffällig. Die Seitenfelder mit kahlem Innenrand, der lang zahnförmig nach vorn ausgezogen ist. Im Mittelfeld hebt sich der Hinterrand als feiner, stärker sklerotisierter und an seiner Hinterkante behaarter Streifen ab. Die vor ihm liegende Behaarung ziemlich einheitlich, kräftig, nur in der Mitte undeutlich schwächer. Innensklerit deutlich, trapezförmig, mit gerundeten Seiten und tiefem Einschnitt am Hinterrand, vor ihm die üblichen blasenförmigen Strukturen. Sternit 10 einfach, in der Mitte etwas verlängert. Tergit 10 einfach, der kahle Fleck in seiner Mitte sehr klein, kaum zu erkennen. Paraprocte einfach.

Anacroneuria polita (Burmeister), comb. nov.

1839 *Perla polita* Burmeister, Handbuch 2: 879.

Die Beschreibung ist undeutbar, *Perla polita* wird daher von ILLIES, 1966, (als nomen dubium et oblitum) bei den unsicheren Arten eingereiht. Es handelt sich aber, wie die Untersuchung des Typus zeigt, um eine gültig beschriebene und benannte species propria. Das ♂ im Museum Halle (*polita* Bras. (grün, H)) ist von FROEHLICH, 1968, in Alkohol überführt und als Holotypus gekennzeichnet

worden. Es ist nicht gut erhalten, mehrere Beine und ein Flügel lose, die anderen z. T. erheblich beschädigt, Cerci abgebrochen. Weiteres Material: 8 ♂♂ Hansa Brasilien, Sta. Catharina, Erhardt leg. Dez. 1928—März 1929 (Senckenberg Museum, Frankfurt).

Kleine Art (Flügellänge 7,5—9,5 mm) von bräunlicher Grundfarbe. Kop und Thorax mit unscharfer dunklerer Zeichnung, die nicht charakteristisch ist Prothorax dunkel, nur die Muskelansätze treten als unregelmäßige, hellere Streifen vor. Femora dorsal angedunkelt, Tibien und Tarsen dunkel, intensivste Färbung im Bereich der Knie. Cerci nur basal hell, vom 5. oder 6. Glied an sind dunkl Ringe ausgebildet, die mindestens die distale Hälfte der Glieder einnehmen am Grunde der Cerci sogar mehr. Abdomenspitze ohne Besonderheiten, Nage kurz, konisch, kahl.

Genitalorgane ♂ (Abb. 5 *a*): Penis schlank, Haken in der Mitte ansetzend Penisspitze lang, erst parallel, dann verjüngt, vorn abgerundet, durch die Gabelung eines schwachen Mittelkiels jedoch u. U. wie ausgekerbt wirkend. Spitze i Seitenansicht terminal ein wenig aufgebogen, ihre Rückenlinie etwas gewell Seitenstreif in der Seitenmembran dunkel, scharf begrenzt. Innenecken schar Ventralausschnitt lang.

Genus *Kempnyia* — Vorbemerkung

Für die wenigen nominellen *Kempnyia*-Arten ließ sich die Untersuchung alle Typen durchführen. Sie erwies sich als unbedingt notwendig, nachdem sic herausstellte, daß bei den Redeskriptionen verschiedener Arten (JEWETT, 1959 & 1960) wiederholt Fehler unterlaufen sind: JEWETT sah zwar die Typen der meiste Arten, nahm die Genitaluntersuchungen jedoch dann an anderen, nach äußere Merkmalen für konspezifisch erachteten Exemplaren vor. Diese Merkmale sin jedoch nur sehr bedingt zur Arttrennung brauchbar und so kommt es, da (möglicherweise mit Ausnahme der *K. flava* Klapálek) keine *Kempnyia*-Art in de Literatur richtig gedeutet und die Synonymie restlos verworren ist.

Unbeachtet blieb bisher, daß das 10. Tergit in beiden Geschlechtern besonde strukturiert ist. Soweit bis jetzt zu beurteilen, vermutlich bei beiden Geschlechter in gleicher Weise, so daß eine Zuordnung möglich ist. In den Beschreibunge sollte daher das Aussehen des 10. Tergits, Subgenitalplatte und Sternit 9 der ♀♀ Sternit 9, Paraprocte und Penis der ♂♂ genau geschildert werden. Die Penes de *Kempnyia*-Arten sind weniger einförmig als jene der *Anacroneuria*-Arten, gehöre aber alle zu einem einheitlichen Bautyp, der an *K. obtusa* Klp. (Abb. 8 *g*) erläute sei:

Ein basaler, den häutigen Ductus umgebender Skelettring (1) ist in zw Seitenspangen (2) erweitert, die die Penisspitze flankieren. Diese Spangen glieder sich in ein Basalsklerit (3), dessen oberer Innenrand glatt in die weiche Rücke

haut des Penis übergehen und nur feine Skelettspangen in sie entsenden oder auch zahnartig aufgebogen sein kann. Aus den Basalskleriten entspringen vorn außen die schlankeren Distalsklerite (4), die säbelartig gekrümmt, ja sogar korkenzieherartig gewunden sein können. Die Penisspitze selbst (5) ist nie stark sklerotisiert, aber doch formkonstant; distal oder ventral an ihr befindet sich auf einem weichhäutigen Höckerchen der Gonoporus.

Eben diesen Bauplan zeigt auch die von JEWETT als *Eutactophlebia gracilenta* (Enderlein) abgebildete Art, mit dem Unterschied, daß der Penis im Körper des Tieres der Länge nach gefaltet ist und erst bei Erektion aufklappt (nach Material aus San Leopoldina, Brasilien, STAUDINGER; Museum Berlin). Auch in den äusseren Genitalien gleicht die fragliche Art den *Kempnyia*-Arten. Ob es sich um *gracilenta* (End.) handelt, wird erst nach Untersuchung des Typus zu entscheiden sein, die Originalbeschreibung paßt auf mein Material noch schlechter als auf das von JEWETT abgebildete Flügelpaar.

Kempnyia brasiliensis (Pictet)

1841 *Perla (Perla) brasiliensis* Pictet, Perlides: 216-217, pl. 18, fig. 3.

Untersuchtes Material: der ♂ Holotypus im Museum Wien, etikettiert: Sktt. (grün, D)/vidit Pictet Nr. 21 1842/*Perla brasiliensis* Pict. KEMPNY det/Typus (weiß, D)/Hofmus./*Perla brasiliensis* Pict. Typus.

Beschreibungen des Habitus der einfarbig dunkelbraunen, großen Art (Spannweite 50 mm) bei PICTET und JEWETT, der es leider unterließ, den Penis des Holotypus zu untersuchen. Nach der äußeren Erscheinung urteilte er (1960) „quite unlike any of the other described Brazilian species of *Kempnyia*. It bears some likeliness to large species found in southern Chile". Diese Zweifel an der richtigen generischen Einordnung wurden von ILLIES 1966 übernommen, erweisen sich aber als unbegründet. PICTETS Angabe „communiqué... comme venant du Brézil" übersetzte JEWETT mit „assumed to have come from Brazil", ILLIES schrieb: „von nicht eindeutiger Herkunft (Brasilien ?)". PICTET kann ungeachtet der zitierten Formulierung keinen Zweifel über die Herkunft des Tieres gehabt haben — sonst hätte er es sicher nicht *brasiliensis* genannt!

Die Abdomenspitze des Holotypus ist beschädigt und streckt sich auch in heißer KOH nicht mehr. Das erschwert die Beurteilung der Form des großen 9. Sternits, das jetzt an der Spitze eingedellt ist (Abb. 7 *c*), aber vermutlich so gleichmäßig gewölbt war wie bei anderen Vertretern der Gattung. Seine Fläche ist typisch in einen basalen Querstreifen, eine Mittelrippe und zwei zur Mitte weisende Seitenzipfel gegliedert. Der Mittelstreifen trägt an seinem Ende den weichen, querovalen Hammer und verbindet das basale Skleritfeld mit dem stark versteiften Distalrand. Tergit 10 (Abb. 7 *d*) mit einem ausgedehnten Feld kurzer Stachelborsten, anscheinend bis auf eine kleine, hellere Stelle in der Nähe des Hinter-

randes gleichmäßig pigmentiert. Paraproct schlank, gleichmäßig aufgekrümmt, mit deutlichem Subapikalzahn und langer, abstehender Behaarung der Spitze (Abb. 7 *e*).

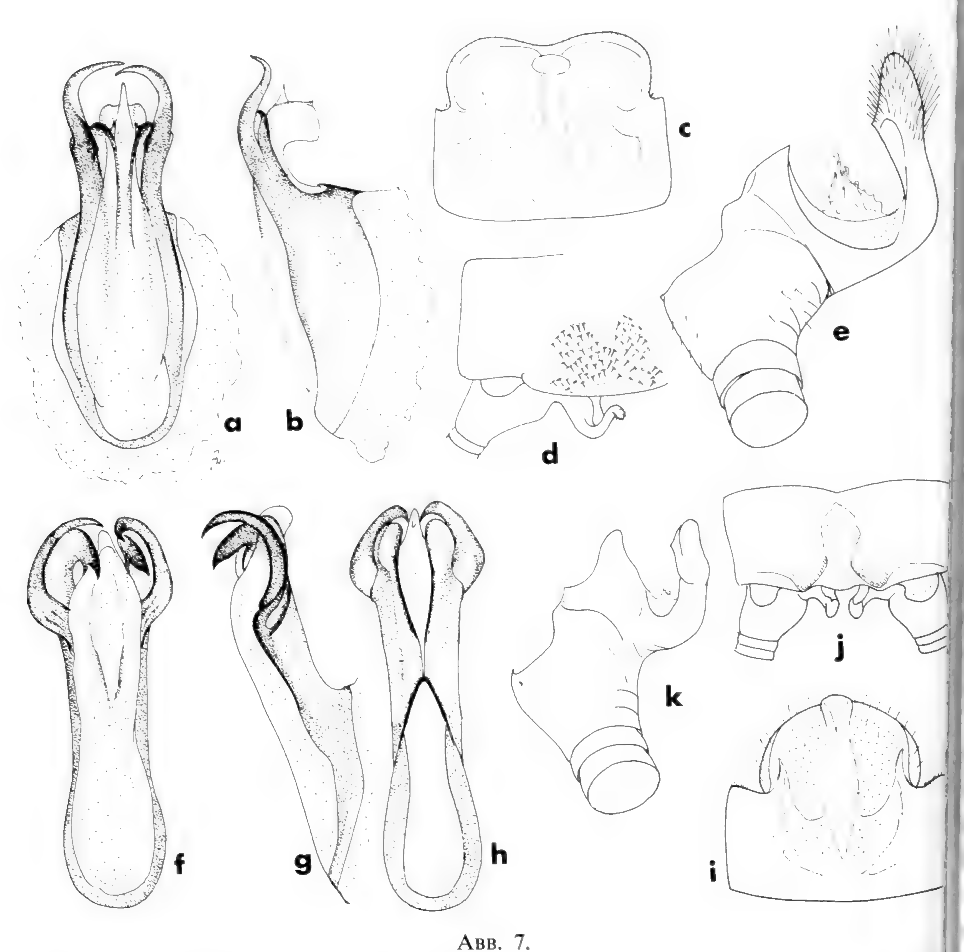


ABB. 7.

Genitalorgane von *Kempnyia*-♂♂: *K. brasiliensis* (Pictet), Penis dorsal und lateral (a, b), Sternit 9 (c), Tergit 10 (d) und linker Paraproct schräg von aussen (e), nach dem Holotypus; *K. klugi* (Pictet), Penis dorsal, ventral, lateral (f-h), Sternit 9 (i), Tergit 10 (j) und linker Paraproct schräg von aussen (k), nach dem Holotypus.

Penis (Abb. 7 *a*, *b*): Skelettring plump, breiter als die Seitenspangen. Basalsklerit einfach, mit löffelartig gerundeter Spitze, sein Oberrand als Streifchen in der Rückenhaut auslaufend. Distalsklerite kräftig, etwas spiralig nach innen und ein wenig nach oben gebogen. Die mediane Penisspitze in ein hyalines Zipfelchen ausgezogen, unter dem die große, häutige Geschlechtsöffnung liegt.

♀ unbekannt.

Kempnyia flava Klapálek

1916 *Kempnyia flava* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 72.

Von den beiden Syntypen ist nur noch einer erhalten, 1 ♀, das JEWETT (1960) als Lectotypus designiert haben will, doch fehlen entsprechende Zettel; die gültige Festlegung dieses Tieres als Lectotypus wird hiermit vorgenommen (Museum Wien, genadelt, Genpr. Z, Teile des Eiballens mit aufgeklebt; Bezettelung: Espiritu Santo Brasil ex coll. Fruhstorfer/*Kempnyia flava* Klap. Typus (H)/Lectotypus Z). Weiteres Material: eins der beiden von JEWETT aus Petropolis und das von ihm aus Itatiaia gemeldete ♀. Stattliche, gelbbraune Art (Spannweite bis ca. 46 mm).

Genitalorgane ♀ (Abb. 9 d): Sternit 8 bogenförmig verlängert, mit kurzer, U-förmiger Kerbe am Distalrand. Sternit 9 an den Seiten mit der normalen, feinen Grundbehaarung, ein kahler Saum trennt sie von der querstehenden, gröberen Behaarung des Mittelfeldes. Diese steht auf einem pigmentierten und sklerotisierten Feld, das zungenartig zur Mitte und nach vorn weist, mit einer Spitze endend. Die Behaarung bedeckt nur den caudalen Teil des Sklerits und spart eine kleine helle Fläche auf ihm aus. Tergit 10 mit einfachem Hinterrand, breit getrennt zwei unscheinbare, unscharf begrenzte Stellen mit geringfügig verstärkter und dichterer Behaarung, der Untergrund hier wenig dunkler als in der Umgebung.

♂: Nach der Färbung hat JEWETT ein Männchen zu *flava* gestellt und eine grobe Skizze des Genitalorgans gegeben, die eine sichere Beurteilung nicht zuläßt; die Bezeichnung dieses ♂ als „Allotypus" hat keine nomenklatorische Relevanz. JEWETT hält Synonymie von *flava* und *obtusa* für möglich, weil er Ähnlichkeit des Penis bei dem mutmaßlichen *flava*-♂ und einem ♂ feststellte, das er nach Vergleich äußerer Merkmale mit dem Typus von *obtusa* für konspezifisch erachtet. Auszuschließen ist diese Möglichkeit nicht, bis für eine der Arten beide Geschlechter bekannt und erkennbar beschrieben sind, doch besteht kein begründeter Verdacht für diese Synonymie, da im Aussehen der 10. Tergite keine besondere Übereinstimmung zwischen den Typen von *flava* und *obtusa* festzustellen ist.

Kempnyia klugii (Pictet)

1841 *Perla (Perla) klugii* Pictet, Perlides: 267-268, pl. 25, fig. 1, 2.
nec 1916 *Kempnyia klugii*, KLAPÁLEK Čas. čsl. Spol. ent. 13: 68-69.
nec 1959 *Kempnyia klugii*, JEWETT, Am. Midl. Nat. 61: 150-151, fig. 3A, B (sub nom. *fusca*, 1960 für *klugii* erklärt).

Bisher ist nur ein einziges Exemplar dieser Art bekannt, der Holotypus im Museum Berlin (*Klugii* Pict. * Brasil. v. Olf. (grün, H)/Kat. Nr. 2686). Mittelgroß (Spannweite 29 mm), glänzend braunschwarz, das Abdomen etwas heller als der Vorderkörper, die Basis der Femora gelb. Auch PICTETS detaillierte Beschreibung der Färbung reicht nicht aus, um die Art zu erkennen — sie ist immer wieder mit anderen verwechselt worden, auch von JEWETT, der den Typus sah, aber das Genital nicht adaequat untersuchte, so daß es zu einer Reihe unberechtigter Synonymie-Unterstellungen kam.

Genitalorgane ♂ (Abb. 7 f-k): Sternit 9 von der für die Gattung charakteristischen Form, ohne Besonderheiten. Tergit 10 mit zwei sehr derben, eckig begrenzten Flecken, die einen hellen Mittelstreifen flankieren, in den sie mit einer Ecke hineinragen, während die andere über der Insertion des Cercus am Segmenthinterrand liegt. Außen von diesem Punkt ist auch der Segmenthinterrand weich und hell. Paraprocte kurz, hakenförmig aufgebogen, schwarz bis auf die Innenseiten (darauf Reste larvaler Kiemen), Spitzen knopfartig abgesetzt, mit einem kleinen Subapikalzahn. Penis mit kleinem Skleritring, der von den Seitenspangen weit überragt wird. Basalsklerite lang, breit, parallelliegend, in Ventralansicht mit einfach abgerundeter Spitze, in Dorsal-, noch mehr in Lateralansicht fällt ihr zu einem scharfen, in spitzem Winkel zurückgekrümmtem Haken ausgezogener Oberrand auf. Die Distalsklerite springen an ihrem Ansatz weit nach außen vor, krümmen sich dann um die Haken der Basalsklerite herum gleichmäßig nach innen und oben. Die einfach kegelförmige Penisspitze wird also von 4 großen nach oben weisenden Spitzen überragt.

Kempnyia melagona Klapálek

1916 *Kempnyia melagona* Klapálek, Čas, čsl. Spol. ent. 13: 71.

JEWETT (1960) erwägt Synonymie mit *K. fusca* (sub nom. *varipes*), doch wird sich Klärung ohne den Holotypus aus Petropolis nicht herbeiführen lassen. Er sollte sich in Helsinki befinden, ist dort aber nicht vorhanden (MEINANDER i. l.). Da die Art nach der Beschreibung nicht sicher deutbar ist (nicht einmal die Gattungszugehörigkeit steht fest — erwies sich doch *Kempnyia magellanica* Klp. als Angehörige der Gattung *Pictetoperla*; ILLIES, 1964), muß *melagona* als nomen dubium gelten.

Kempnyia neotropica (Jacobson + Bianchi), comb. nov.

1841 *Perla (Perla) obscura* Pictet, Perlides: 269-270, pl. 28, fig. 1-4 (nec *obscura* Zetterstedt 1840!).
1905 *Perla neotropica* Jacobson + Bianchi, Prjamokr.: 617 (nov. nom.).
1916 *Macrogynoplax aterrima* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 73 nov. syn.

1932 *Nedanta fusca* Navás, Rev. Chil. Hist. nat. 36: 86-88, fig. 12.
? 1932 *Nedanta fulvata Navás*, l.c.: 88-89 (fide JEWETT, 1959*a*).
nec *Kempnyia fusca*, JEWETT, Am. Midl. Nat. 61 (1959): 150-151, fig. 3A, B.

Untersuchtes Material: ♂ Holotypus von *P. obscura* Pictet im Museum Berlin (*obscura* Pict.+ Brasil. Sello/Kat. Nr. 2687; beschädigt, auch die Abdomenspitze und der Penis, doch blieben alle wichtigen Details kenntlich), der ♂ Lectotypus von *M. aterrima* Klapálek im Museum Wien (*Macrogynoplax aterrima* Klapálek/Cotypus/Espirito-Santo Brasil/ex coll. Fruhstorfer/transf. to alcohol may 1968 C. G. FROEHLICH/Lectotypus Z), sowie der ♀ Paralectotypus von *obscura* und ein weiteres ♀ (beide vom gleichen Fundort wie das ♂), der Holotypus von *N. fusca* Navás (Museum Hamburg, von FROEHLICH in Alkohol überführt, beschädigt; etikettiert: *Nedanta fusca* Navás Typus Brasilien 1929-30 Sta. Catharina Boiteuxburgo 800 m P. Nissfeldt leg. Eing. Nr. 123, 1930), das vom gleichen Fundort stammende ♀ (Museum Hamburg; es hat keinen Status als Typus, da NAVÁS es unter Zweifeln zu *fusca* stellte und sogar bedingt einen neuen Namen -*varia*- für es vorschlug). Ferner: 1 ♂ (Brasilien, Nova Teutonia, 5.XI.1955 300-500 m, Fritz PLAUMANN), 1 ♀ (vom gleichen Fundort, 26.X.55; beide als *klugii* ex coll. JEWETT), das von JEWETT als *varipes* gemeldete ♂ (Bom Retiro, Distrito Federal, Bras.), 1 ♀ aus Corupa (Sta. Catharina, Hansa-Humbolt, XII. 44, von JEWETT 1959 *a* als *fusca* gemeldet), das von KLAPÁLEK mit Vorbehalt zu seiner *tenebrosa* gestellte ♂ im Museum London (22.9.87/Theresiopolis 88-37 (zweite Zahl nicht sicher lesbar)/*tenebrosa* Klapálek und 1 ♂ aus dem Museum Wien, das KLAPÁLEK für *klugii* gehalten hat und das sogar als *klugii*-Typus bezettelt war (Stieglmayr, Rio Gr. do Sul); FROEHLICH hat es in Alkohol überführt und dabei auf seinem Etikett auf die Unrichtigkeit der Typusangabe hingewiesen.

Genitalorgane ♂ (Abb. 8 *a-d*): Tergit 10 ohne oder mit sehr feinem Borstenfeld auf einem dunkleren Fleck jederseits der unterschiedlich weit aufgehellten Mitte. Die innere Ecke des Flecks kaum angedeutet, meist ganz verrundet, die äußere rechtwinklig bis spitzwinklig, hakenartig. Paraprocte zur Spitze etwas verjüngt, schlank, die Spitze selbst wenig nach vorn umgebogen. Sternit 9 normal gegliedert, Bauchblase variabel: trapezförmig oder plump dreieckig mit allen Übergängen zu fast streifenartiger Ausprägung (das ♂ aus Bom Retiro). Wie in den äußeren Genitalien, auch im Bau des Penis deutlich variabel: insgesamt ist er sehr schlank, flach, seine Basalsklerite sind schlank, mit langovalen Spitzen, ihre Innenkanten verstreichen glatt in der Rückenhaut des Penis und wirken dort wie zierliche Skelettstäbe. Die Außen- und Ventralseite der Basalsklerite kann glatt, leicht aufgerauht oder stark raspelartig strukturiert sein. Distalsklerite dünn, verschieden stark spiralig gewunden. Penisspitze in Seitenansicht rundlich bis spitzwinklig knieförmig, an den Seiten ohne oder mit sehr deutlichen Porenpunkten. Die relative Breite und Länge des ventralen Raums zwischen den

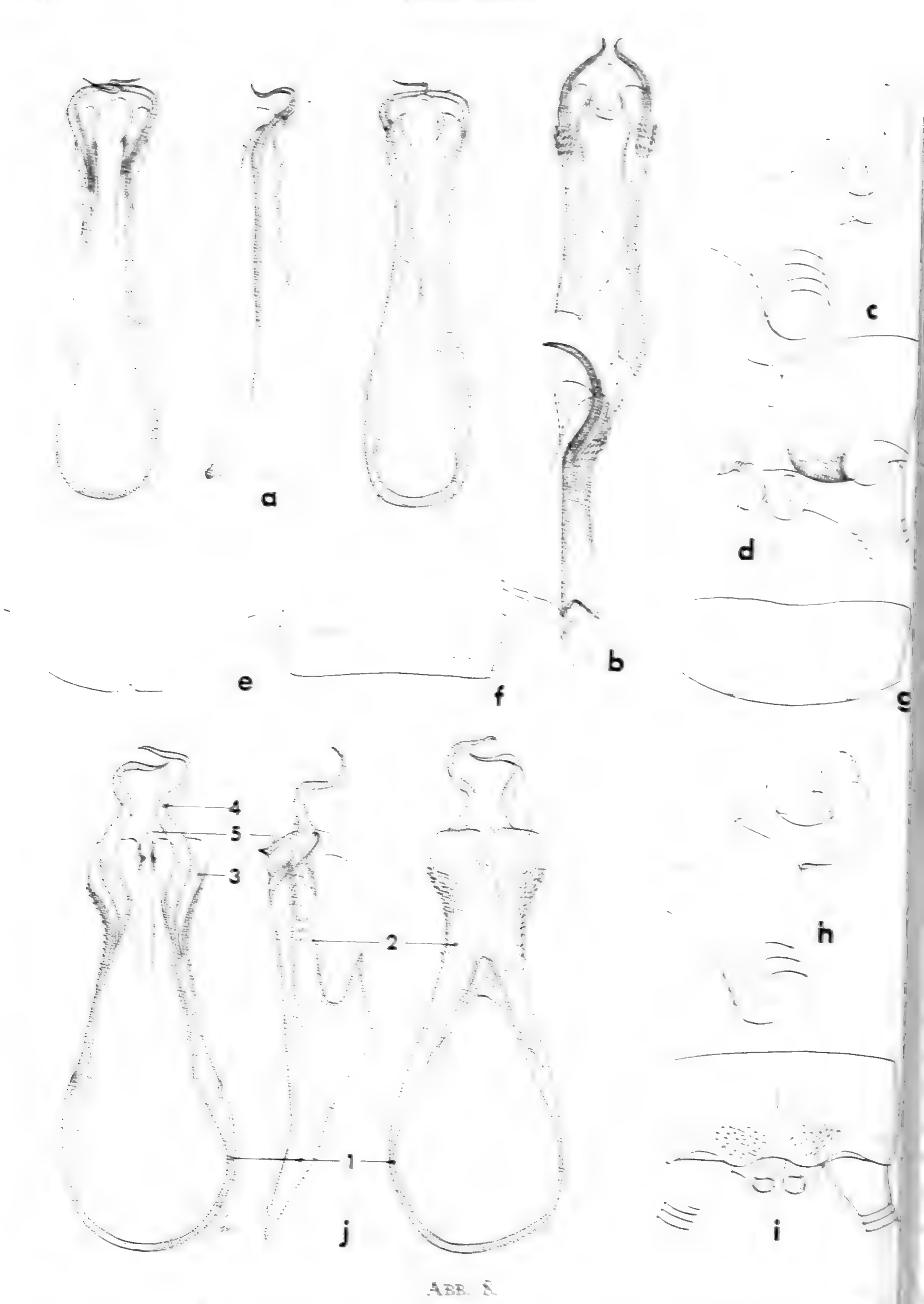


ABB. 8.

Genitalorgane von *Kempnyia*-Arten. *K. neotropica* (Jacobson & Bianchi), Penis (in a die a *fusca*, in b die als *obscura* benannten extremen Varianten, jeweils nach den Holotypen), link Paraproct (c), Tergit 10 des ♂ (d), Subgenitalplatte (e), Sternit 9 (f) und Tergit 10 des ♀ (g); *K. obtusa* (Klapálek), linker Paraproct (h), Tergit 10 (i) und Penis (j) des Holotypus. Ziffern vgl. Text

Basalskleriten ist bei den einzelnen Individuen etwas verschieden. Alle Exemplare zeichnen sich durch das Vorkommen zweier kräftiger Gruppen brauner Stacheln in der Membran des Ductus vor dem Skleritring des Penis aus.

Die Abbildung 8 zeigt in den Typen der nominellen Arten *fusca* (8 *a*) und *obscura* (8 *b*) zwei extreme Varianten. Da aber die verschiedenen Ausprägungen der einzelnen Merkmale in wechselnden Kombinationen ohne feste Korrelationen auftreten (so gleicht der Typus von *aterrima* im Penis weitgehend jenem des *fusca*-Typus, hat aber eine noch spitzwinkligere und stärker mit Porenpunkten besetzte Spitze als jener von *obscura*; das ♂ aus Bom Retiro ähnelt *fusca*, hat aber deutlich aufgerauhte Basalsklerite usw.) ist die Unterscheidung mehrerer benannter Formen unhaltbar, es handelt sich um eine einzige, veränderliche Art die *neotropica* heißen muß.

♀ (Abb. 8 *e-g*): nach der Form der Tergitflecke zugeordnet, auch mehrfach zusammen mit ♂♂ dieser Art gefangen worden. Subgenitalplatte lang, regelmäßig halbkreisförmig, mit kleinem Einschnitt in der Mitte; Behaarung und Skleritmuster von Sternit 9 siehe Abbildung 7 *f*.

Kempnyia obtusa Klapálek

1916 *Kempnyia obtusa* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 70.

Holotypus im Museum Wien (Helm 3/Hofmuseum/(schwarzer Papierstreifen)/ *Kempnyia obtusa* Klap. Typus (H)), von FROEHLICH in Alkohol überführt; die Genitalpräparation wurde jetzt nachgeholt.

Genitalorgane ♂ (Abb. 8 *h-j*): Tergit 10 mit feinem Borstenfeld. Die Fläche, auf der die Borsten stehen, hebt sich weniger durch ihre eigene Dunkelfärbung als durch die Blässe der hinter ihr liegenden Partien vor den Cerci ab. Paraprocte breit, terminal mit deutlich abgesetzter Spitze mit einem nach außen weisenden Zähnchen, leicht behaart. Sternit 9 fast einheitlich sklerotisiert, die übliche Unterteilung nur schwach sichtbar, der Mittelkiel hebt sich kaum ab. Nagel rhomboid mit verrundeten Ecken. Penis mit breit ausladendem, aber in sich schmalem Skelettring, der in Seitenansicht stark unter die Seitenspangen ragt. Basalsklerite unten und seitlich mit Raspelstruktur ähnlich *neotropica*, aber plump, schaufelförmig, an der Spitze abgestutzt, die Innenränder in harte, scharfe Spitzchen erhoben. Distalsklerite lang und kräftig, stark spiralig gewunden. Penisspitze kurz und schmal, in rechtem Winkel nach unten gebogen.

♀ unbekannt.

Siehe auch unter *flava* Klapálek!

Kempnyia sordida Klapálek

1916 *Kempnyia sordida* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 72.

Der auch von JEWETT untersuchte ♀ Holotypus aus dem Museum Wien lag vor (Genpr. Z, Etikettierung: Shtt. (grün, D)/Typus/(schwarzer Papierstreifen: von KLAPÁLEK wiederholt für die Kennzeichnung seiner Typen verwandt, KIMMINS i. l.)/*Kempnyia sordida* Klap. Typus (H)). Habitusbeschreibungen bei KLAPÁLEK und JEWETT (1960).

Genitalorgane ♀ (Abb. 9 *e*): Sternit 8 in eine das 9. Sternit fast ganz verdeckende Subgenitalplatte ausgezogen, diese mit einem spitzwinkligen Einschnitt, auf den aber der ganze Hinterrand breit hingebogen ist, so daß die Klappe zweilappig wirkt. Sternit 9 an den Seiten mit der üblichen feinen Behaarung, im mediolateralen Teil aber mit quer zur Mitte zeigenden stärkeren Haaren, die ganze Mittelregion aber kahl, außerdem unpigmentiert. Von den Seiten her ragt eine schmale Skleritzunge leicht gebogen zur Mitte, hakenförmig zurückgebogen: der bei anderen Arten angedeutete Zug zur Auflösung des flächigen Sklerits ist hier besonders weit getrieben, die verbliebenen Spangen sind auch nur blaß. Tergit 10 schwach pigmentiert und sklerotisiert, doch heben sich hellere Randeinschnitte an den Segmentseiten hinten und hinten in der Mitte noch deutlich ab. Der mittlere Einschnitt ist nicht tiefer als die seitlichen, das zwischen ihnen stehende Sklerit reicht mit breiter Kante bis an den Segmentrand und ist dunkler als die übrige Fläche, vor allem seine fast hakenartige Außenspitze.

Kempnyia tenebrosa Klapálek

1914 *Kempnyia tenebrosa* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 11: 60 (nomen nudum).
1916 *Kempnyia tenebrosa*, KLAPÁLEK, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 69-70.
1959 *Kempnyia fusca*, JEWETT (nec NAVÁS!) ,Am. Midl. Nat. 61: 150-151, fig. 3A, B.

K. tenebrosa ist species typica des Genus *Kempnyia* und eine eigene Art — die Gleichstellung mit *klugii* (JEWETT, 1960) beruhte auf einer Fehlbeurteilung des *klugii*-Typus. Für richtig halte ich dagegen JEWETTS Argumentation, in der er die Zusammengehörigkeit der weiblichen *tenebrosa*-Syntypen mit dem von ihm zuvor als *K. fusca* beschriebenen ♂ nachweist.

Untersuchtes Material: der von KIMMINS 1970 designierte Lectotypus (Museum London, Etiketten: Theresiopolis 88-137/22.8.87/(Dreieck aus schwarzem Papier)/*tenebrosa* Klapálek/Lectotype (rund, violett gerandet)/*Kempnyia* ♀ *tenebrosa* Klap. D. E. KIMMINS det. 1969 Lectotype), der ♀ Paralectotypus (wie der Lectotypus, wegen Fehlen des Abdomens unbrauchbar!), 2 Syntypen aus dem Museum Wien (davon eines von FROEHLICH in Alkohol überführt, gut erhalten, das andere genadelt und bis auf unbrauchbare Reste zerstört; beide Stieglmayr, Rio Gr. do Sul/Typus/*Kempnyia tenebrosa* Klap. Typus). Ferner eines der 1959 von JEWETT aus Corupa/Sta. Catharina gemeldeten ♂ und 1 aus der Larvenhaut herauspräpariertes ♂ (Brasilien, Rio de Janeiro, Tijuca, Bach bei Teich, 22. 10.1960 leg. W. Sattler, coll. mea).

Genitalorgane ♀ (Abb. 9 *c*): Subgenitalplatte kurz, quer abgestutzt, mit recht breitem, V-förmigen Einschnitt, Sternit 9 nur zum Teil verdeckend. Dieses mit auffälliger Verteilung der Pigmentierung, kahl bis auf einige nach vorn weisende Haare am Hinterrand, vgl. Abbildung. Tergit 10 mit zwei kräftigen

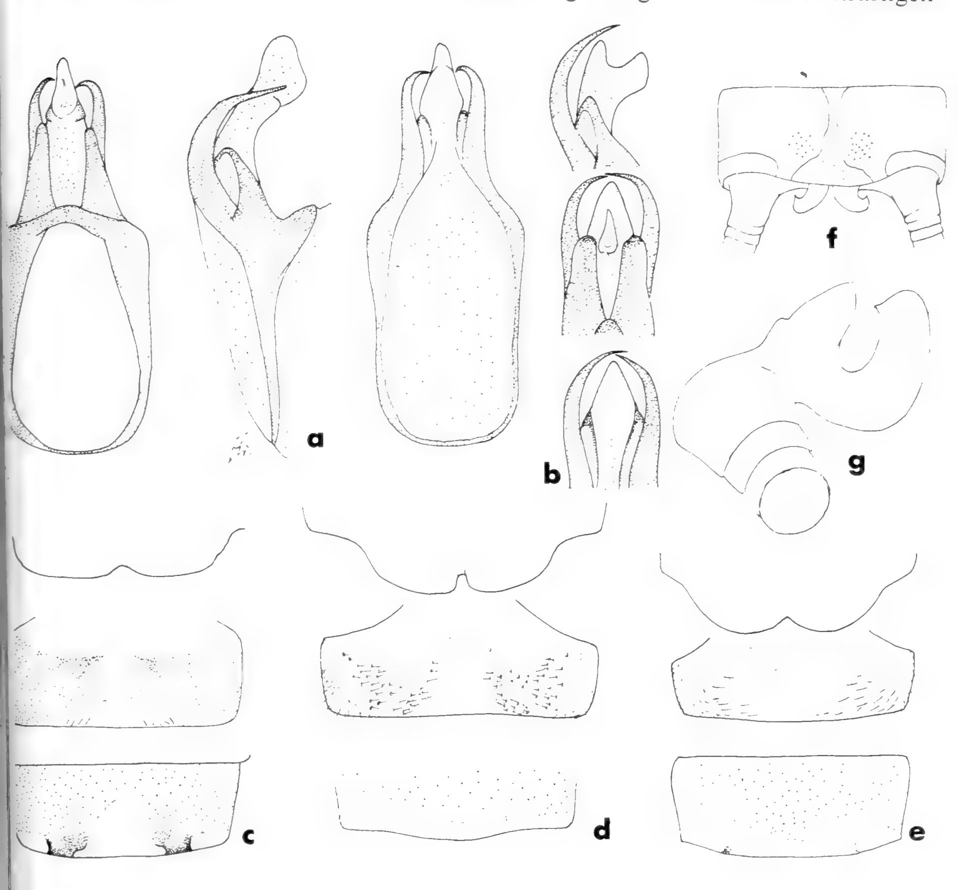


ABB. 9.

ienitalorgane von *Kempnyia*-Arten: *K. tenebrosa* Klapálek, Penis ventral, lateral, dorsal (a: ♂ us Rio de Janeiro, b: Penisspitze eines ♂ aus Corupa), Umriss der Subgenitalplatte, Sternit 9 nd Tergit 10 (von oben nach unten) des ♀ Lectotypus (c); entsprechend für *flava* Klapálek l, ♀ Lectotypus) und *sordida* Klapálek (e, ♀ Holotypus); *K. varipes* Klapálek, Tergit 10 (f) und linker Paraproct schräg von aussen (g) des ♂ Lectotypus.

kleriten, deren Form an jene von *K. varipes* erinnert, doch unterscheiden sie ch auffallend durch eine in die dunkle Fläche eingesprengte helle Stelle.

Genitalorgane ♂ (Abb. 9 *a*, *b*): Skelettring kräftig, länglich viereckig. Seiten- ›angen schräg davon abstehend, kurz. Basalsklerit kurz, schmal, aber hoch. ›istalsklerit kräftig, in gleichmäßigem Bogen nach u n t e n gekrümmt. Die Form ›r Penisspitze ist bei dem immaturen ♂ aus Rio de Janeiro etwas anders als

bei den ♂♂ aus Corupa, möglicherweise, weil das Tier noch nicht ausgeformt und erhärtet ist; ich halte es nicht für eine gesondert zu benennende Form.

Kempnyia varipes Klapálek

1916 *Kempnyia varipes* Klapálek, Čas. čsl. Spol. ent. 13: 71.

Im Museum Wien befinden sich die beiden Syntypen, das ♀ allerdings bis auf Reste des Vorderkörpers zerstört und nur noch an der Etikettierung kenntlich; das ♂ ist besser erhalten (von FROEHLICH in Alkohol überführt) doch fehlt der Penis. Die übrigen Merkmale dürften die Erkennung der Art erlauben, der ♂ Syntypus wird als Lectotypus designiert, er hat folgende Zettel: Shtt. (grün, D schwarz umrandet)/Typus/(Streifen schwarzen Papiers)/*K. varipes* Kl./Lectotypus Z.

Tergit 10 mit sehr kurzer, rauher Bedornung, wie granuliert wirkend (Abb. 9 *f*). Skleritflecken sehr dunkel, der membranöse Streifen zwischen ihnen durchbricht den Segmentvorderrand. Subgenitalplatte weitgehend einheitlich die übliche Aufteilung ist nur zu erahnen, tief dunkel ist nur der Rand. Nagel plump dreieckig, Paraprocte (Abb. 9 *g*) kahl, kurz und kräftig gebogen, mit deutlichem Spitzchen.

Eine detaillierte Beschreibung des ♀ fehlt, nach JEWETTS Abbildung (1960 ist die Subgenitalplatte lang, ihr Rand abgestutzt, mit ziemlich breiter distaler Kerbe. Das von JEWETT für *varipes* gehaltene ♂ gehört zu *neotropica*!

Pictetoperla gayi (Pictet)

1841 *Perla (Perla) gayi* Pictet, Perlides: 235-236, pl. 10, fig. 3.
1964 *Pictetoperla gayi*, ILLIES, Beitr. neotr. Fauna 3: 212-215, fig. 2-6, 14.

Der Holotypus ist, wie alle Typen PICTETS aus dem Museum Paris, verschollen. Die Art konnte anhand ihrer Färbung von ILLIES erkannt und gena beschrieben werden; dort auch Verzeichnis der Synonyme.

PERLINAE

An dieser Stelle müssen u.a. alle jene undeutbaren Namen aufgefüh werden, die PICTET in der Gattung *Perla* publiziert hat — ohne daß sie wirklic in die Unterfamilie Perlinae oder gar in die Gattung *Perla* im heutigen Sinn gehören müßten. PICTET hat die Gattung *Perla* so weit gefaßt, daß sie die heutige Familien Perliden, Perlodiden und Chloroperliden umfaßt, ohne daß diese sic völlig mit einzelnen Untergattungen PICTETS deckten.

Dinocras ferreri (Pictet)

1841 *Perla (Perla) ferreri* Pictet, Perlides: 210-211, pl. 18, fig. 1, 2.

Das ♂, das PICTET vorgelegen hat, ist zwar erheblich beschädigt (vor allem ist das äußerlich intakte Abdomen ausgefressen und der Penis zerstört), kann aber anhand seiner Zeichnung als die von AUBERT 1949 beschriebene Art erkannt werden und wird zum Lectotypus erwählt. Bezettelung: 620-48 Italie Coll. Pictet/ *ferreri* ♂ ALBARDA exam./est probablement un *Dinocras* sp.? mais pas une *Agn. ferreri* sensu KLAPÁLEK 1923 AUBERT exam. 1945/Lectotypus Z.

Das zweite Exemplar, nach PICTET 1 ♂, AUBERT spricht von einem ♀ (1947), ist inzwischen fast völlig zerstört. Beide Exemplare hatte RICKER mit Typenzetteln versehen, dies jedoch nie publiziert, so daß sie keinen offiziellen Status haben.

Marthamea selysii (Pictet)

1841 *Perla (Perla) selysii* Pictet, Perlides: 208-209, pl. 17, fig. 5.

Der Name ist seit langem in fester Deutung in Gebrauch. Der Typus war illerdings schon 1865 in Genf nicht aufzufinden, E. PICTET hielt ihn daher für verloren. Er wäre aber eher in der Sammlung Selys Longchamps zu vermuten gewesen, woher F. J. PICTET ihn bekommen hatte, ist aber auch dort nicht vorhanden (fide KLAPÁLEK, 1923).

Marthamea vitripennis (Burmeister)

839 *Perla bicolor* Burmeister, Handbuch 2: 880.
839 *Perla vitripennis* Burmeister, Handbuch 2: 880.

Die beiden Namen bezeichnen nach SCHNEIDER (1847, zitiert n. CLAASSEN, 940) die gleiche Art, und zwar soll *bicolor* das ♂, *vitripennis* das ♀ sein. Bereits n vergangenen Jahrhundert war nur mehr der Name *vitripennis* in Gebrauch, die 'riorität ist also im Sinne des Artikels 24 *a* der Nomenklaturregeln festgelegt. 'ypen von *vitripennis* sind nicht vorhanden, wohl aber ein gut erhaltener ♂ Synypus von *bicolor* (BURMEISTER erwähnte irrtümlich nur das ♀), den ich als Lectoypus kennzeichne; Etikett: *bicolor* ♂* Halae/Lectotypus Z.

'eoperla clymene (Newman)

339 *Chloroperla clymene* Newman, Mag. nat. Hist. 3: 87.
341 *Perla (Perla) occipitalis* Pictet, Perlides: 254-255, pl. 26, fig. 1-3. syn. fide NEEDHAM et CLAASSEN 1925: 134.

Von den beiden Syntypen der *Perla occipitalis* in Wien und Berlin war schon 1938 (fide RICKER) nur jener in Berlin aufzufinden. Dieses ♀ ist etikettiert: *occipitalis* Pict.* Philadelph. (grün, H)/Kat. Nr. 2681/Lectotypus Z; ich kennzeichne es als Lectotypus, er ist artgleich mit der von den amerikanischen Autoren unter dem Namen *clymene* verstandenen Perlide. Erhaltungszustand: Beine der rechten Seite, große Teile der Fühler und Cerci fehlen. PICTET gab p. 283 die Originaldiagnose der *clymene* wieder, betrachtete sie aber als unsichere Art.

Neoperla geniculata (Pictet)

1841 *Perla (Perla) geniculata* Pictet, Perlides: 232-233, pl. 21, fig. 1-2.

Der genadelte Holotypus, 1 ♀, befindet sich in Genf (Etiketten: 620-48 Coll Pictet/Mus. Leyde/*Perla geniculata* Pictet, Holotypus Z) und ist sehr gut erhalten Er zeigt noch die charakteristische Färbung, die auch in der neuen japanische Literatur zur Bestimmung der Art benutzt wird (KAWAI, 1967).

Neoperla luteola (Burmeister)

1839 *Perla luteola* Burmeister, Handbuch 2: 881.

Untersuchtes Material: der Lectotypus und der Paralectotypus (2 ♂♂ in Museum Halle, beide Genpr. Z, gemeinsam auf BURMEISTERS Originaletiket gesteckt: *luteola* Java Hffm. Charp. (gelb)/Lecto-(bzw. Paralecto-) Typus Z) sowi 2 ♂♂ aus Museum Leiden (Genpr. Z): Java occ. Salak 800 m G. BOENDER 6.IV.3 LIEFTINCK/*Neoperla luteola* Bm. det. LIEFTINCK, 1931.

Die Art gleicht in den äußeren Merkmalen jenen Exemplaren, die GEIJSKE 1937 unter diesem Namen abgebildet hat. Nach äußeren Merkmalen nicht z unterscheidende weitere ♂♂ aus Java (von ŠÁMAL bzw. GEIJSKES auch als *luteol* bestimmt) zeigen gegenüber den Typen und den oben genannten anderen Ind viduen deutliche, wenn auch feine Unterschiede in der Form und speziell in de Bestachelung des Penis und gehören vermutlich zu anderen Arten. Es hat de Anschein, als wenn in der Gattung *Neoperla* die Artunterscheidung wenig anhand der leicht sichtbaren, aber variablen äußeren Geschlechtsmerkma möglich sei als vielmehr an den schwieriger zu untersuchenden, aber anscheinen konstanteren Details des eigentlichen Kopulationsorgans. Bei der überfällige Revision der Gattung *Neoperla* (vgl. dazu ILLIES, 1966) wird auf diese Merkmal die bisher erst ganz unzureichend untersucht sind, besonders zu achten sein.

Penis (Abb. 10 *a*, *b*) mit kräftig sklerotisierter Basalpartie, in der Seiten ansicht mit einem ausgeprägten Sattel, auf den eine weitere kräftige Erhebun folgt. Distal davon ist der Penis häutig und erst im Bereich des umgestülpte

Teils (Innensack) ist er bestachelt, ausgenommen zwei kleine, seitlich vortretende Hautblasen (vermutlich an der Mündung akzessorischer Drüsen), deren Bestachelung von der des Innensacks durch einen kleinen Zwischenraum getrennt ist; der Innensack völlig gleichartig mit Zähnen nur eines Formtyps besetzt, durch die unregelmäßige Faltung des Innensacks mitunter dunkle Flecken vortäuschend. Der Einzelzahn hat eine breite Basis, meist gleichseitige Dreiecke; Zähne flach. Beim Paralectotypus ist der Innensack ausgestülpt und dabei zeigt sich, daß auf der dem Rücken des ♂ zugekehrten Seite des Penis kleinere, auf der anderen Seite etwas größere Zähne stehen.

Perla aegyptiaca Pictet

1841 *Perla (Perla) aegyptiaca* Pictet, Perlides: 251-252, pl. 25, fig. 6-8.

Der Holotypus dieser Art befindet sich nicht mehr im Wiener Museum, die von Illies (1966) erhoffte Klärung ist nicht herbeizuführen; ein nomen dubium.

Perla bipunctata Pictet

1833 *Perla bipunctata* Pictet. Ann. Sci. nat. 28: 12-13, pl. 5, fig. 12-14.

Ricker und Aubert (1946) waren der Meinung, von dieser Art Syntypen im Genfer Museum vor sich zu haben, ein von Ricker stammender Typenzettel steckte mitten zwischen den Exemplaren. Die Originalbeschreibung nannte als Fundort nur die Rhône bei Genf, 1 ♂ bezettelt „620-48 Genève Coll. Pictet“ kann als Typus nicht anerkannt werden, da es keine Namensangabe besitzt und nicht zu ermitteln ist, wer es bei *bipunctata* eingeordnet hat. Zudem hat ein anderes, ebenso etikettiertes ♂ dazu den handschriftlichen Vermerk „N° 1 P: *bipunctata* p. 187“, also einen Hinweis auf die entsprechende Seite der Monographie (1841), ist also höchstwahrscheinlich mit Hilfe dieses Werks bestimmt worden und kein Syntypus. Verbleibt ein ♀, das nur einen blauen Zettel „*Perla bipunctata* Pict. Sm“ besitzt. Derartige Etiketten schrieb E. Pictet, das Sm steht zweifellos für den 1865 von ihm genannten Fundort Sitio del Moro bei Granada. Syntypen fehlen offenbar, es besteht keine Veranlassung, die heutige Deutung des Namens in Frage zu stellen.

Perla burmeisteriana Claassen

1839 *Perla abdominalis* Burmeister, Handbuch 2: 881 (nec Guérin, 1838).
1936 *Perla burmeisteriana* Claassen, Ann. ent. Soc. Am. 29: 622 (nov. nom.).

Zur Zeit der Beschreibung war nur ein Exemplar aus Halle bekannt. Dieser Holotypus, 1 ♂, befindet sich im Museum Halle (*abdominalis* * Halae; sehr gut

erhalten), sein Status wird durch ein rotes Typenetikett deutlich gemacht. Es handelt sich um die heute unter *burmeisteriana* verstandene Art.

Perla caligata Burmeister

1839 *Perla caligata* Burmeister, Handbuch 2: 880.

Syntypen dieser javanischen Plecoptere sind weder in Halle noch in Berlir aufzufinden, der Name ist in der Deutung Enderleins (1909 *b*) und Klapáleks (1923) in Gebrauch.

Perla costalis Pictet

1841 *Perla (Perla) costalis* Pictet, Perlides: 264-265, pl. 24, fig. 4.

Aus Mexiko beschrieben, vermutlich eine Acroneuriine, doch im übrigen nicht deutbar; das typische Material aus dem Museum Paris (Anzahl, Geschlecht ? ist verschollen, ein nomen dubium. Enderlein gab (1909 *a*) eine „Redeskription nach brasilianischen Exemplaren und benannte eine neue var. *fuscicosta*. Sollt die Untersuchung Enderleinscher Syntypen ergeben, daß für seine Varietä kein älteres Synonym bekannt ist, müßte man sie *A. fuscicosta* (End.) nenne (wie Jewett das bereits tut), die „Stammform“ aber müßte man ggfs. neu benenne und sollte sie nicht mit dem undeutbaren Namen *costalis* belegen.

Perla coulonii Pictet

1841 *Perla (Perla) coulonii* Pictet, Perlides: 212-213, pl. 10, fig. 4.

Der Typus (Vereinigte Staaten) kam aus dem Museum Neuchâtel und wa dort schon 1938 verschollen (fide Ricker), hat sich auch inzwischen nicht wied angefunden (Aellen, i.l.); ein nomen dubium.

Perla duvaucelii Pictet

1841 *Perla (Perla) duvaucelii* Pictet, Perlides: 258-259, pl. 27, fig. 1-2.

Der Typus der aus Indien stammenden Art (Museum Paris) ist verscholler ein nomen dubium.

Perla guerini Pictet

1841 *Perla (Chloroperla) guerini* Pictet, Perlides: 279-280, pl. 30, fig. 6-8.

Nordamerikanische Art aus der Coll. Guérin Méneville, deren Typus Rick bereits vergeblich suchte; ein nomen dubium.

Perla impunctata Pictet

1841 *Perla (Perla) impunctata* Pictet, Perlides: 194-195, pl. 13, fig. 9.

Der Beschreibung ist nicht zu entnehmen, um welche der in Italien vorkommenden Perliden es sich gehandelt hat, der Typus (ex Coll. Selys Longchamps) ist nicht aufzufinden: ein nomen dubium.

Perla maculata Pictet

1841 *Perla (Chloroperla) maculata* Pictet, Perlides: 280-281, pl. 30, fig. 9.

Pictet vergab diesen Namen für ein Exemplar „ou plutôt quelques débris" ıus Philadelphia im Museum Paris; es ist nicht aufzufinden. Ein nomen dubium.

'erla marginata (Panzer)

799 *Semblis marginata* Panzer, Fauna, fasc. 71, Abt. 3.
865 *Perla hagenii* E. Pictet, Synopsis: 12-13, pl. 2, fig. 1-3 (syn. fide Aubert, 1956: 273).

E. Pictet besaß nur ein Exemplar aus der Umgebung Granadas, es ist nicht ıehr vorhanden, Claassen (1940) führte *hagenii* als Synonym von *madritensis* ambur, die heute als Synonym von *marginata* Panz. gilt; Aubert stellte *hagenii* rst zu *maxima* Scop. (1956), später zu *marginata* (1963). Der Name wird nicht ıehr benutzt.

erla nubes Pictet

841 *Perla (Nephelion) nubes* Pictet, Perlides: 174, pl. 9, fig. 7, 8.

Der Typus (aus Amerika, früher im Museum Paris) war schon 1938 (Ricker) cht aufzufinden und ist nicht wieder zum Vorschein gekommen (Kelner-llault, i.l.); ein nomen dubium.

rla picta Pictet

41 *Perla (Perla) picta* Pictet, Perlides: 261-262, pl. 27, fig. 3-8.

Beide Syntypen erhielt Pictet von Audinet-Serville; sie stammten aus ırdamerika und sind verschollen; ein nomen dubium.

rla servillei Pictet

1 *Perla (Nephelion) servillei* Pictet, Perlides: 175-176, pl. 9, fig. 11-14.

PICTET bekam von Audinet-Serville ein in Ägypten gesammeltes Exemplar, das nicht mehr vorhanden ist. Der Name ist undeutbar.

Perla tibialis Pictet

1841 *Perla (Perla) tibialis* Pictet, Perlides: 217-218, pl. 18, fig. 6, 7.

Die moderne Deutung der Art (z.B. KAWAI, 1967) stützt sich auf PICTETS Beschreibung, der Holotypus wurde PICTET von De Haan vorgelegt und wäre daher in Genf oder Leiden zu vermuten, ist aber verschollen.

Phasganophora capitata (Pictet)

1841 *Perla (Perla) capitata* Pictet, Perlides: 214-215, pl. 18, fig. 4, 5.

Der schon 1938 von RICKER in Neuchâtel nicht mehr angetroffene Typus muß als verloren gelten. Der Name wird einheitlich auf die einzige nordamerikanische Art der Gattung angewandt.

Togoperla limbata (Pictet)

1841 *Perla (Perla) limbata* Pictet, Perlides: 219-220, pl. 19, fig. 1-5.

PICTET kannte zwei ♂♂ dieser japanischen Perlide, je eins aus der eigenen Sammlung und aus der des Museums Berlin. Im Museum Genf befinden sich bei den Etiketten des Syntypus die Reste von 3 Plecopteren aus 2 Gattungen darunter das Abdomen eines *Perla*-♀ und zweier *Togoperla*-Exemplare; da Identifizieren von Typusresten ist unmöglich. Der Syntypus der Berliner Samm lung ist brauchbar erhalten und wird als Lectotypus etikettiert (Bezettelung *limbata* Pict.* Japon. De Haen/Lectotypus Z).

Unter den japanischen Arten der Gattung ist *limbata* schon anhand de Färbung ihrer Beine (Tibien einheitlich dunkel, nur Innenkante hell) und Flüg (dunkel mit dunklen Adern, Costa und Subcosta jedoch in beiden Flügeln gel auf gelbem Grunde) zu erkennen. Die bisher vorliegenden Abbildungen de Genitalorgane lassen nicht alle Einzelheiten erkennen, ich gebe daher nach de Typus eine neue Darstellung (Abb. 10 *c-g*).

Sternite 5, 6 und 7 mit einem dichten Fleck starker Haare. Vordere Tergit weichhäutig, erst Tergit 5 ganz sklerotisiert und in einen nach hinten vorragende undeutlich zweispitzigen und an der Spitze mit kleinen kegelförmigen Granul besetzten Vorsprung verlängert. Segmente 6-8 mit Borstenflecken, von vorn nac hinten an Größe zunehmend; sie werden von häutigen Zonen flankiert, die vo den Hinterrändern der Segmente ausgehen. Die Trennlinie dieser Zonen gegen d

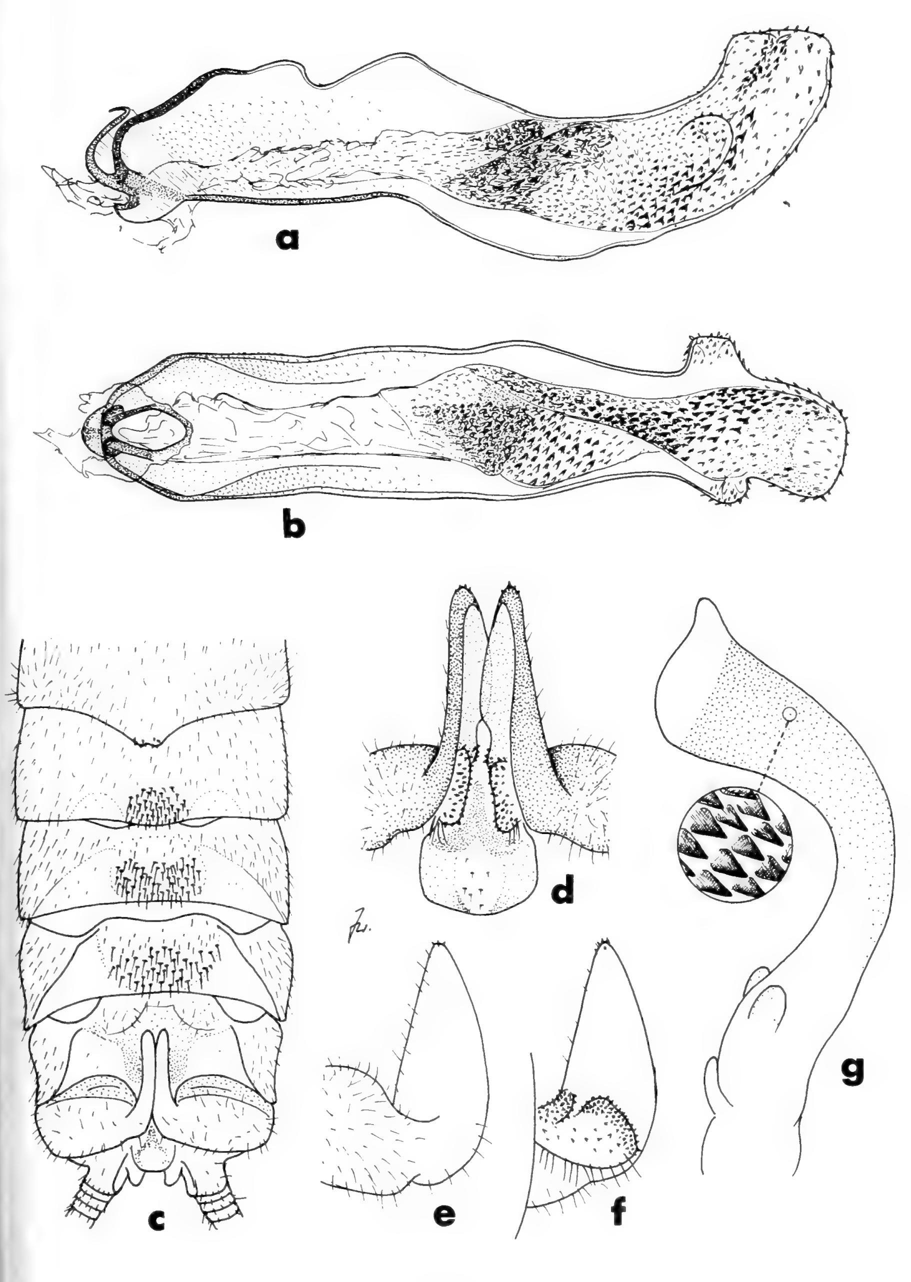


ABB. 10.

[...]operla luteola (Burmeister), Lectotypus, Penis lateral (a), dorsal (b); *Togoperla limbata* [...]ictet), Abdomenspitze des Lectotypus dorsal (c), Hemitergite und Epiproct dorsal (d), Hemitergit 10 von aussen (e) und innen (f), Penis mit Detail der Bezahnung (g).

festen Seiten wird von vorn nach hinten deutlicher, Segment 8 weist scharfe Seitenkanten auf. Die Abgrenzung gegen die beborstete Mitte ist weniger kraß, sie drückt sich vor allem in der Behaarung aus. Tergit 9 ähnlich gestaltet, der Mittelfleck jedoch nicht auffallend behaart. Hemitergite 10 mit breiten, kahlen Segmenträndern, in lange, nach vorn weisende Fortsätze ausgezogen. Diese Fortsätze sind in Dorsalansicht schlank, in Seitenansicht jedoch ziemlich plump, hoch dreieckig mit gleichmäßig schwach gekrümmtem Oberrand, der an der nur geringfügig verrundeten Spitze (sie ist kaum erkennbar bedornt, wie Rückenfortsatz 5) auf den geraden Unterrand trifft. Innenfläche jedes Fortsatzes mit einer auch in Dorsalansicht vortretenden großen Warze, die kräftig und dicht bedornt ist, jedenfalls an ihrem Vorder- und Oberrand. Ein stark bedornter Ausläufer dieser Warze ist unten vor ihr gelegen; Hinterrand der Warze lang abstehend, kräftig behaart.

Penis lang und dünn, ohne große Chitinbewehrung. Ein langer kahler Schaft trägt einen sehr fein bedornten, etwas gekrümmten, zur Spitze erweiterten und schließlich zipfelförmig auslaufenden Endteil, an dessen Basis sich dorsal ein unpaarer und dicht davor seitlich ein Paar feiner Hautlappen befinden. Die Bedornung besteht aus gleichmäßig verteilten, dreieckigen Zähnchen (Länge eines Einzelzahns etwa 0,03 mm), die den äußersten Distalteil des Penis freilassen. Sie werden basal immer feiner, auf der konkaven Seite des Organs rascher als auf der konvexen.

Wie weit die beschriebenen Merkmale artspezifisch sind, ist z.Zt. schwer zu sagen, da vergleichende Untersuchungen über die Genitalorgane der zahlreichen nominellen *Togoperla*-Arten fehlen. Der Fortsatz des 5. Tergits scheint variabel zu sein. Die Reste eines Genfer Exemplars ähneln darin dem von KLAPÁLEK (1923) abgebildeten Tier, noch anders sieht ein von KAWAI gezeichnetes Individuum aus. Die Hemitergite des Genfer Stücks sind genau so gestaltet wie jene des Lectotypus, bei einer großen Serie chinesischer Exemplare (ex. Coll. Museum KÖNIG, aff. *perpicta* Klp.) erwiesen sie sich als sehr konstant. Diese Art zeigt bis in Details hinein im Bau des Penis das gleiche Bild wie *limbata*, lediglich die Größe der Einzelzähne ist geringer (etwa 0,015 mm).

Chloroperlidae

Isoptena serricornis (Pictet)

1841 *Perla (Isopteryx) serricornis* Pictet, Perlides: 303-304, pl. 36, fig. 1-3.

Erhaltungszustand des Holotypus im Museum Berlin schlecht, Kopf mit Resten von Pro- und Mesothorax mit Beinen und Flügeln, Fühlern und Palpen z. T. lose (*serricornis* Pict.* (Fundortsteil fehlt, lt. Katalog: Europa)/ Kat. Nr. 2703), aber als die von ILLIES 1953 ausführlich beschriebene Art kenntlich.

Alle übrigen von PICTET und BURMEISTER benannten Arten gehören in die
Gattung *Siphonoperla* (ZWICK, 1967); die Unterscheidung der Arten ist nach den
bislang benutzten Merkmalen nicht immer sicher möglich, Redeskriptionen sind
deshalb erforderlich.

Siphonoperla burmeisteri (Pictet)

839 *Perla viridis*, BURMEISTER, Handbuch 2: 877-878 (nec FABRICIUS 1787!).
841 *Perla (Isopteryx) burmeisteri* Pictet, Perlides: 311-312, pl. 37, fig. 7, 8.

BURMEISTER haben sicher mehrere Tiere vorgelegen, denn er nannte die Art *iridis* „in Norddeutschland nicht selten". Daß diese Exemplare alle zu *burmeisteri* n heutigen Sinne gehört haben, ist zweifelhaft, die Art ist bis zuletzt immer 'ieder mit anderen verwechselt worden. Abb. 11*f* gibt das Genitalorgan wieder. s unterscheidet sich von denen der Arten mit ähnlich kurzen Titillatoren (*taurica*, *eglecta* ssp. *graeca*) durch die Zahnfelder: das Hauptzahnfeld ist in Form und igmentierung selbst innerhalb einer Population variabel, aber stets ziemlich reit; es kann einspitzig sein, ist meist leicht ausgekerbt, aber u. U. auch fast weigeteilt. Die Seitenzahnfelder stehen weit distal von ihm, auf der Dorsalseite es Penis (in Ruhelage!) und sind klein. Kennzeichnend ist weiter ein ziemlich uffälliges Feld feiner Stachelchen im Distalabschnitt des Penis, dessen Vorderteil ärker als bei anderen Arten kappenartig versteift ist.

Die Verbreitung der Art ist ungenügend geklärt. Außerordentlich häufig t sie in Skandinavien, gemeldet ist sie ferner aus zahlreichen Ländern Mittel- uropas. Aus Deutschland liegt bislang nur der ♂ Lectotypus (Museum Halle, enpr. Z: *viridis* F. Halae/*burmeisteri* (H, offenbar von BURMEISTER!)/Lectotypus) vor (wegen der von BRAASCH gemeldeten Exemplare siehe unter *taurica*!), olländische Exemplare (Coll. Albarda) erwiesen sich als *torrentium*. Letztere ıt auch DESPAX vermutlich vorgelegen, als er *burmeisteri* 1933 aus der Auvergne ıgab (fide DESPAX, 1951: 242), für das Vorkommen in Spanien (NAVÁS wieder- olt, z. B. 1933) spricht nichts. Dagegen sind die Meldungen aus dem Baltikum ıd östlichen Mitteleuropa sicher wenigstens zum Teil richtig, ich sah Exemplare s Leningrad (Coll. Zhiltzova).

phonoperla montana (Pictet)

41 *Perla (Isopteryx) montana* Pictet, Perlides: 305-306, pl. 36, fig. 4-6.

Syntypen fehlen, die Art ist in der Genfer Sammlung gar nicht, in Berlin nur rch 1 ♂ der Coll. PICTET vertreten, das aus Genf stammen soll (Kat. Nr. 2702), her PICTET die Art zur Zeit der Beschreibung aber nicht kannte. Immerhin

zeigt dieses ♂, daß die heutige Interpretation sich mit Pictets Auffassung von der Art deckt.

Penis (Abb. 11 *c*) sehr charakteristisch: Titillatoren lang, sie reichen vom 6. Segment (nicht Abdomenbasis: Illies, 1955) bis zur Körperspitze. Haupt-

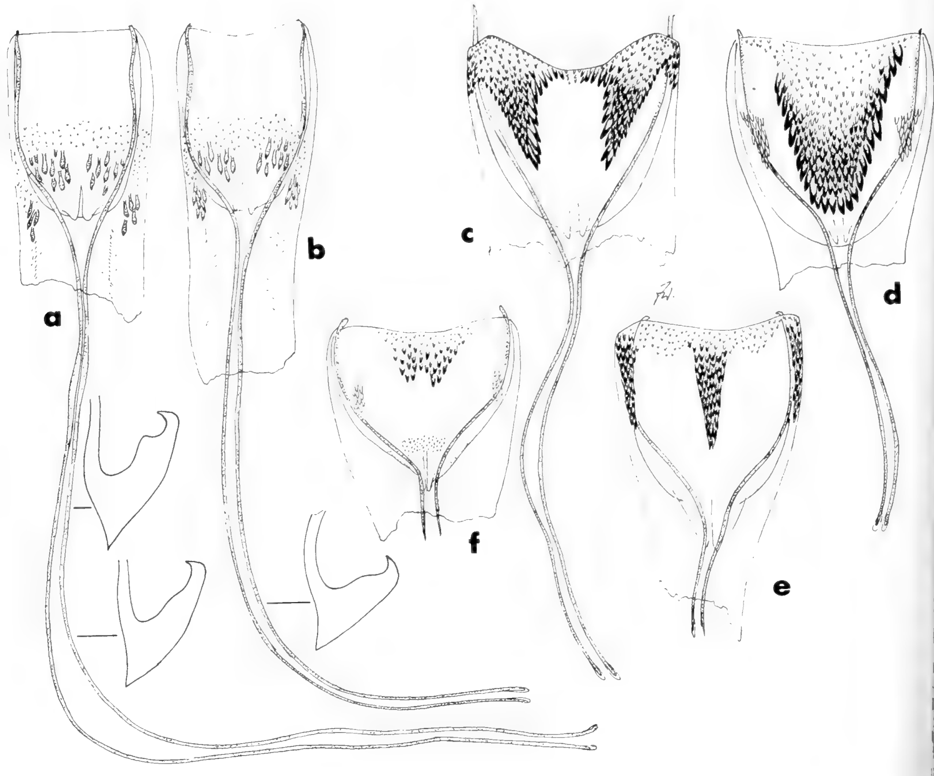


Abb. 11.

Penes und Epiprocte von *Siphonoperla*-Arten: a *torrentium torrentium* (Pictet), Penis, daneben Normalform und extreme Variante des Epiprocts; b *torrentium transsylvanica* (Kis), Penis und Epiproct; c *montana* (Pictet), Penis; d *neglecta* (Rostock), Penis (forma typica); e *taurica* (Pictet), Penis; f *burmeisteri* (Pictet), Penis.

zahnfeld breit geteilt, kräftig, stark pigmentiert. Die beiden Teile sind untereinander durch einen schmalen, basalen Stachelsaum verbunden. Zu den Seiten verbreitert sich der Saum und reicht bis an die kaum abgesetzten, an der Ventralseite liegenden Seitenzahnfelder. Vorkommen: Alpen; ich sah außerdem einige ♂♀ aus der Umgebung von Sarajevo (coll. Kacánski).

Siphonoperla neglecta (Rostock)

1881 *Isopteryx neglecta* Rostock, Ent. Nachr. 7: 227.

1956 *Chloroperla neglecta* ssp. *graeca* Aubert, Mitt. schweiz. Ent. Ges. 29: 211-213, fig. 52, 54.

Ich folge in der Deutung der Art ILLIES (1955) und führe sie hier auf, weil besonders die ssp. *graeca* mit *burmeisteri* und *taurica* verwechselt werden kann, wenn man nur auf die Länge der Titillatoren achtet. Durch das große, stark pigmentierte, spitze oder abgestutzte, auf jeden Fall nie geteilte Hauptzahnfeld und die weit davon entfernt auf der Dorsalseite stehenden Nebenzahnfelder (Abb. 11 *d*) jedoch gut zu unterscheiden. In Mittel- und Südosteuropa verbreitet, vgl. ILLIES, 1966.

Siphonoperla taurica (Pictet)

1841 *Perla (Isopteryx) taurica* Pictet, Perlides: 309-310, pl. 37, fig. 5, 6.
1964*a* *Chloroperla acuminata* Zhiltzova (nomen nudum), Gew. u. Abw. 34/35: 111.
1964*b* *Chloroperla acuminata* Zhiltzova, in BEI-BIENKO, Opred. Nasekom. 1: 200, fig. 16, 17; nov. syn.

Der Holotypus der *taurica* befindet sich in Wien, er ist genadelt, Kopf und Prothorax fehlen, Genpr. Z (Vidit Pictet N° 20. 1842 (H)/Taur. (H)/ Par O (H)/204/Typus/*Isopteryx taurica* KLAPÁLEK det./Holotypus Z). Weiteres untersuchtes Material: Ein offenbar zusammen mit dem Holotypus gesammeltes ♂ in Coll. Wien (da es PICTET nicht vorgelegen hat, kein Syntypus), mehrere Paratypen von *acuminata* Zhiltz. von der Krim, ♂♂ aus der Plane bei Gömnik (BRAASCH 1967 als *burmeisteri*; neu für Deutschland!) und 3 ♂, 1 ♀ aus Kl. Poppen, Waldviertel, 9.5.1968 (leg. Humpesch; neu für Österreich!). Lange Zeit unbeachtet gebliebene Art, dann als vermeintlicher Endemit der Krim beschrieben und neu benannt, aber auch danach in Mitteleuropa verkannt. Leicht zu erkennen an dem sehr langen, schlanken Hauptzahnfeld, das mit den fast ebenso großen Nebenzahnfeldern (dorsal gelegen!) durch feine basale Bezähnelung verbunden ist. (Abb. 11 *e*).

ILLIES führte 1966 *taurica* unter den nomina oblita, es ist aber der gültige Name der Art, das jüngere Synonym *acuminata* muß durch ihn ersetzt werden, da es den Anforderungen des Artikels 23 *b* der Nomenklaturregeln nicht genügt (vgl. auch Fußnote auf p. 1140).

Siphonoperla torrentium (Pictet)

1841 *Perla (Isopteryx) torrentium* Pictet, Perlides: 307-308, pl. 37, fig. 1-4.
1935 *Isopteryx manevali* Kimmins, Ann. Mag. nat. Hist. 15: 645-650.
= *torrentium* ssp. *manevali*, stat. nov.
1963 *Chloroperla transsylvanica* Kis, Reichenbachia 1: 299, fig. 7-10.
= *torrentium* ssp. *transsylvanica*, stat. nov.

S. torrentium ist eine außerordentlich weit verbreitete Art, für die die Länge der Titillatoren und die Form des Epiprocts als kennzeichnend gilt. Sie ist jedoch

in beiden Merkmalen einer deutlichen Variation unterworfen: innerhalb einer Population kann die Länge der Titillatoren schwanken, der Peniskopf kann auf der Grenze zwischen 1. und 2. Segment, ausnahmsweise aber sogar im Metathorax liegen. Entsprechendes gilt für den Epiproct, dessen subapicaler Nebenzahn bei einem kleinen Prozentsatz der Individuen mitteleuropäischer Populationen sehr klein sein oder fast fehlen kann (Abb. 11 *a* zeigt die Normalform und eine extreme Variante, beide Breitenbach b. Schlitz/Hessen; ähnliche Tiere sah ich aus der Bretagne, leg. Geijskes). Ich halte es daher für unrichtig, die südosteuropäische *transsylvanica*, die sich nur graduell in diesen beiden Merkmalen von der Stammform unterscheidet (Abb. 11 *b*), als eigene Art zu betrachten, es handelt sich vielmehr augenscheinlich um eine vicariierende östliche Rasse (glazialer Ursprung ?), sympatrisches Vorkommen — ein wesentliches Kriterium für den Artrang im Biospezies-Konzept — ist nie bekannt geworden (Kis i. l. für Rumänien, Braasch, i. l. für Bulgarien, Kacánski, i. l. für Jugoslawien, entsprechend Ungarn fide Ujhelyi, 1969). Geringfügige Farbunterschiede (bei *transsylvanica* ist die Thoraxunterseite einfarbig hell) sind nicht im ganzen Areal ausgeprägt, jugoslawische Tiere können blaß gefärbt sein oder schwarze Thoraxnähte haben wie mitteleuropäische *torrentium*.

Der in ihrer Verbreitung auf das französische Zentralmassiv beschränkten *manevali* Kimmins muß man m. E. ebenfalls den Rang einer Subspezies zuerkennen, sie ist durch ihre extreme Kurzflügligkeit sogar leichter zu unterscheiden als *transsylvanica*. Alle 3 Unterarten — für Pictets Form muß die Benennung nur *torrentium torrentium* Pictet lauten — zeigen in der Ausgestaltung der Zahnfelder des Penis (Abb. 11 *a*, *b*) völlige Übereinstimmung und sind leicht von den übrigen Arten zu trennen: das Hauptzahnfeld ist in zwei weit distal verlagerte lockere Gruppen schwach pigmentierter, großer spatelförmiger Schuppen aufgeteilt. Eine sehr feine, diffuse Granulation verbindet sie basal untereinander und mit den ähnlich unauffälligen Nebenzahnfeldern, deren Zähne auch lang und spatelförmig sind und die an oder sogar vor der Spitze des Peniskopfes liegen. Der lange Penisschaft ist wenigstens basal streifenweis stachelig strukturiert, im basalen Viertel der Titillatoren beobachtet man öfter eine leichte Verdickung.

Die Form der Zahnfelder ist bei zwei Arten, die nach der außerordentlichen Länge der Titillatoren in die engste Verwandtschaft von *torrentium* gehören und an der Form der Epiprocte von dieser zu unterscheiden sein sollen, unbekannt. Eine Überprüfung dieser Merkmale bei den nominellen Arten *baetica* Aubert und *petita* Claassen ist dringend erforderlich.

Untersuchtes Material:

torrentium torrentium (Pict.): ♂ Lectotypus im Museum Genf (620 Bohêm 48 Autriche Coll. Pictet/9 (grün, D)/Bohême (H)/Lectotypus Z), ♀ Paralecto

typus im Museum Berlin (*torrentium* Pict.* Helvet. Pict./Kat. Nr. 2701/Paralectotypus Z) und zahlreiche weitere mitteleuropäische Exemplare.

torrentium manevali (Kimmins): der ♂ Holotypus aus dem British Museum, London (France, Mt. Mézenc, 5.VI.33).

torrentium transsylvanica (Kis): zahlreiche Exemplare aus Jugoslawien (Coll. Kacánski), einige aus Ungarn (Coll. Ujhelyi), vor allem ♂ und ♀ aus Rumänien (Băişoara, Mţii. Apuseni, 1100 m, 14.7.1962, leg. Kis) aus der Probe, aus der auch die Typen stammen.

Zusammenfassung

Die systematische, kritische Bearbeitung aller nominellen Plecopteren-Arten C. H. Burmeisters (14 Arten), F. J. Pictets (73 Arten) und A. E. Pictets (4 Arten) wurde versucht; in 46 Fällen gelang es, Syntypen aufzufinden. Bis auf 3 Ausnahmen ist ihr Zustand so gut, daß die Artbestimmung einwandfrei möglich ist; Holotypen wurden als solche gekennzeichnet, Lectotypen festgelegt. Zur Klärung taxonomischer und nomenklatorischer Fragen wurden Typen 14 weiterer Arten anderer Autoren herangezogen. Insgesamt wurde die Identität von 26 Namen, die bisher als nomina dubia galten oder vereinzelt in zweifelhafter (meist falscher) Deutung auf bestimmte Taxa bezogen worden waren, erstmals einwandfrei ermittelt. 17 davon erwiesen sich als verkannte, gültige Arten (die meisten aus der Neotropis,) die redeskribiert werden. Die Behauptung, *Anacroneuria*-♂♂ wiesen keine artspezifischen Genitalmerkmale auf, wird widerlegt. Für Gattung *Kempnyia* konnte die Revision der Typen aller bekannten Arten durchgeführt werden (excl. *melagona* Klp.); dabei wurden zahlreiche Fehler berichtigt. Die Kenntnis weiterer, v. a. paläarktischer Arten wurde vertieft, mehrere taxonomisch wichtige Merkmale werden erstmals abgebildet.

Résumé

Une étude systématique de toutes les espèces nominales de Plécoptères de C. H. Burmeister (14 espèces), F. J. Pictet (73 espèces) et A. E. Pictet (4 espèces) a été tentée. Pour 46 de ces espèces, les types ont pu être trouvés, et, à l'exception de 3 espèces, sont dans un état qui permet l'identification exacte. Les holotypes ont été étiquetés comme tels, des lectotypes ont été désignés. En plus, des problèmes de taxonomie et de nomenclature ont rendu nécessaire l'étude des types de 14 espèces nommées par d'autres auteurs. Pour 26 noms considérés comme douteux ou appliqués rarement et dans des interprétations douteuses (de plus incorrectes), l'identité exacte est établie pour la première fois. 17 d'entre eux correspondent à

des espèces méconnues antérieurement, pour la plupart de la région néotropicale; elles sont décrites à nouveau. L'assertion que les ♂♂ du genre *Anacroneuria* ne montraient pas de caractères spécifiques dans leurs génitalia, est réfutée. Au cours d'une révision des types de toutes les *Kempnyia* connues (à l'exception de *melagona* Klp.), de nombreuses erreurs ont été corrigées. La connaissance d'autres espèces, en majorité paléarctiques, est approfondie, plusieurs caractères importants sont figurés pour la première fois.

Summary

An effort has been made to study all nominal plecopteran species published by C. H. Burmeister (14 species), F. J. Pictet (73 species), and A. E. Pictet (4 species); types of 46 of these could be located. With the exception of 3 cases, types are in conditions that permit identification of species; holotypes have been labelled as such, lectotypes designated. To elucidate a number of taxonomic and nomenclatorial problems, types of 14 further species named by other authors were also studied. Altogether, the identity of 26 names that had been considered dubious or had been used in doubtful (mostly erraneous) interpretations previously, could be investigated properly for the first time. 17 of them proved to be valid species (mostly from the neotropical area) and are redescribed. It could be shown that *Anacroneuria*-♂♂ have species-specific genital characters, contrary to statements of earlier investigators. In *Kempnyia*, types of all known species (except *melagona* Klp.) were studied and a number of errors were corrected. The knowledge of several species, most of them of palearctic origin, is improved; several important characters are figured for the first time.

ALPHABETISCHES VERZEICHNIS DER IM TEXT BEHANDELTEN ARTEN UND UNTERARTEN

LITERATURVERZEICHNIS

ALBARDA, H. 1889. *Note sur la Taeniopteryx nebulosa L. et la T. praetexta Burmeister.* Ann. Soc. Ent. Belg. 33: 51-65.

AUBERT, J. 1946. *Les Plécoptères de la Suisse romande.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 20: 8-128.

— 1947. *Notes sur la collection de Plécoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Coll. Pictet).* Rev. suisse Zool. 54: 545-552.

— 1949. *Plécoptères helvétiques. Notes morphologiques et systématiques.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 22: 217-236.

— 1952. *Plécoptères récoltés par M. F. SCHMID en Espagne.* Eos 28: 249-270.

— 1954. *Nemoura brevistyla Ris et Nemoura nitida (Pictet) Ris (Plecopt. Nemouridae).* Mitt. schweiz. ent. Ges. 27: 280.

— 1956*a*. *Synonymie et homonymie de quelques Plécoptères.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 29: 214-215.

— 1956*b*. *Contribution à l'étude des Plécoptères d'Espagne.* Mém. Soc. vaudoise Sci. nat. 11: 209-276.

— 1959. *Plecoptera.* Insecta Helvetica, Fauna, 1: 1-140.

— 1963*a*. *Les Plécoptères des cours d'eau temporaires de la péninsule ibérique.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 35: 301-315.

— 1963*b*. *Les Plécoptères de la péninsule ibérique.* Eos 39: 23-107.

BEI-BIENKO 1964... siehe ZHILTZOVA 1964*b*.

BERTHÉLEMY, C. 1964. *Intérêt taxonomique des œufs chez les Perlodes européens.* Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 99: 529-537.

BRAASCH, D. 1967. *Chloroperla burmeisteri Pict. (Plecoptera) neu f. Deutschland.* Mitt. dtsch. ent. Ges. 26: 7.

BRINCK, P. 1949. *Studies on Swedish stoneflies (Plecoptera).* Opusc. ent., Suppl. 11: 1-250.

— 1954. *On the classification of the Plecopteran subfamily Perlodinae.* Opusc. ent. 19: 190-201.

BURMEISTER, C. H. 1839. *Plecoptera*. In: *Handbuch der Entomologie* 2[2]: 863-881.

CLAASSEN, P. W. 1936. *New Names for Stoneflies (Plecoptera)*. Ann. ent. Soc. Am. 29: 622-623.

— 1940. *A catalogue of the Plecoptera of the world*. Mem. Cornell Univ. agr. exp. St. 232: 1-235.

DEBE, E. 1895. *Neuer Handatlas über alle Teile der Erde*. 59 Haupt- und 120 Nebenkarten.

DESPAX, R. 1951. *Plécoptères*. Faune Fr. 55: 1-280.

ENDERLEIN, G. 1909*a*. *Plecopterologische Studien. I. Neue und ungenügend bekannte Neoperla-Arten*. Sber. Ges. naturf. Freunde 3: 161-178.

— 1909*b*. *Plecopterologische Studien. II*. Stettin. ent. Zeit. 70: 324-352.

— 1909*c*. *Klassifikation der Plecopteren, sowie Diagnosen neuer Gattungen und Arten*. Zool. Anz. 34: 385-419.

FABRICIUS, J. C. 1787. *Semblis, Phryganea, Hemerobius*. In: *Mantissa insectorum*: 244-248.

FRISON, TH. H. 1929. *Fall and winter stoneflies, or Plecoptera, of Illinois*. Bull. Illin. nat. Hist. Surv. 18: 345-409.

FROEHLICH, C. G. 1969. *Studies on Brazilian Plecoptera 1. Some Gripopterygidae from the Biological Station at Paranapiacaba, State of São Paulo*. Beitr. neotr. Fauna 6: 17-39.

GEIJSKES, D. C. 1937. *Notizen über indo-malayische Plecopteren I*. Rev. suisse Zool. 44: 143-151.

GERSTÄCKER, A. 1873. *Über Pteronarcys Newm. und eine zweite, im Imago-Stadium mit Tracheenkiemen versehene Perlarien-Gattung*. Sber. Ges. naturf. Freunde, Festschrift: 60-74.

GUÉRIN-MÉNEVILLE, F. E. 1838. *Genre Perle*. In: *Iconographie du règne animal* de G. CUVIER: 393-395.

HORN, W. und I. KAHLE. 1935-1937. *Über entomologische Sammlungen, Entomologen + Entomo-Museologie (Ein Beitrag zur Geschichte der Entomologie)*. Ent. Beihefte 2-4: I-VI, 1-536, 38 pl.

HYNES, H. B. 1967. *A key to the adults and nymphs of the British stoneflies (Plecoptera) with notes on their ecology and distribution*. Freshw. Biol. Ass., Sci. Publ. 17 (2nd ed.): 1-90.

ILLIES, J. 1953. *Isoptena serricornis Pict. (Plecoptera) neu für Schweden*. Ent. Tidskr. 74: 86-93.

— 1955. *Steinfliegen oder Plecoptera*. Tierwelt Dtl. 43: 1-150.

— 1963*a*. *Plecoptera (Steinfliegen-Uferfliegen)*. Neubearbeitung. Tierwelt Mitteleur. 4(5): 1-19.

— 1963*b*. *Revision der südamerikanischen Gripopterygidae*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 36: 145-148.

— 1964. *Südamerikanische Perlidae (Plecoptera), besonders aus Chile und Argentinien*. Beitr. neotr. Fauna 3: 207-233.

— 1966. *Katalog der rezenten Plecoptera*. Tierreich 82: I-XXX, 1-631.

I N. 1970. *Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur, beschlossen vom XV. Internationale Kongreß für Zoologie, London, Juli 1958*. 2. Aufl. des deutschen Textes, I-IX, 1-92.

JOBSON, G. C. und V. L. BIANCHI. 1905. *(Orthopteren und Pseudoneuropteren des Russischen Reiches und angrenzender Länder)*. (Original russisch). 952 pp., 25 pl.

JEWETT, S. G. 1958. *Stoneflies of the Genus Anacroneuria from Mexico and Central America (Plecoptera)*. Am. Midl. Nat. 60: 159-175.

JEWETT, S. G. 1959a. *Some Stoneflies from Santa Catarina, Brazil (Plecoptera)*. Am. Midl. Nat. 61: 148-161.

— 1959b. *Seven species of Anacroneuria from Peru (Plecoptera)*. Wasmann J. Biol. 17: 105-114.

— 1960. *Notes and Descriptions concerning Brazilian Stoneflies (Plecoptera)*. Arq. Mus. nac. Rio de J. 50: 167-183.

KAWAI, T. 1967. *Fauna Japonica Plecoptera (Insecta)*. 211 pp.

KEMPNY, P. 1898. *Zur Kenntnis der Plecopteren. II. Neue und ungenügend bekannte Leuctra-Arten. I. Theil*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 48: 213-221.

— 1899. *Zur Kenntnis der Plecopteren. II. Neue und ungenügend bekannte Leuctra-Arten. II. und III. Theile*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 50: 85-99.

KIMMINS, D. E. 1935. *A new Brachypterous Isopteryx from France (Plecoptera)*. Ann. Mag. nat. Hist. 15: 645-650.

— 1948. *A New Species of Anacroneuria (Plecoptera, Perlidae) from Trinidad*. Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) 17: 105-106.

— 1970. *A List of the Type-Specimens of Plecoptera and Megaloptera in the British Museum (Natural History)*. Bull. Br. Mus. nat. Hist (Ent.) 24(8): 337-361

KIS, B. 1963. *Zwei neue Plecopteren-Arten aus Rumänien*. Reichenbachia 1: 299-302

KLAPÁLEK, F. 1904. *Über die europäischen Arten der Fam. Dictyopterygidae*. Bull. intern Acad. Sci. Bohême (Sci. math.-nat.) 9[2]: 6-15.

— 1907. *Príspěvek ke znalosti rodu Pteronarcys Newm*. Rozpr. čsl. Akad. (2) 16[23] 1-17.

— 1912. *Plécoptères I. Fam. Perlodidae*. Coll. zool. du Baron EDM. DE SELYS LONGCHAMPS 4[1]: 1-66.

— 1914. *Analytická tabulka fam. Perlidae a její dvou subfam., Perlinae a Acroneuriinae (Plecoptera)*. Čas. čsl. Spol. ent. 11: 53-69.

— 1916. *Subfamilia Acroneuriinae Klp*. Čas. čsl. Spol. ent. 13: 45-84.

— 1922. *Plécoptères nouveaux*. Ann. Soc. Ent. Belg. 62: 89-95.

— 1923. *Plécoptères II. Fam. Perlidae*. Coll. zool. du Baron EDM. DE SELYS LONGCHAMPS 4[2]: 1-193.

KÜHTREIBER, J. 1934. *Die Plekopteren-Fauna Nordtirols*. Ber. naturw.-med. Ver. 43/44 1-219.

LINNAEUS, C. 1758. *Neuroptera*. In: *Systema naturae*, 10 ed., 1: 543-552.

MATTHEY, R. et J. AUBERT. 1947. *Les chromosomes des Plécoptères*. Bull. biol. Fr. Belg 81: 202-246.

MCLACHLAN, R. 1870. *A Catalogue of British Neuroptera*. I-VIII, 1-42.

MENDL, H. 1968. *Eine neue Plecoptere aus den Allgäuer Alpen*. Mitt. schweiz. ent. Ges 40: 249-252.

MORTON, K. J. 1894. *XXIII. Palaearctic Nemourae*. Trans. Ent. Soc. Lond. 1894: 557-574

MOSELY, M. E. 1932. *A Revision of the European Species of the Genus Leuctra (Plecoptera)*. Ann. Mag. nat. Hist. 10: 1-41.

NAVÁS, R. P. L. 1928. *Insectos Neotrópicos*. Rev. chil. Hist. nat. 32: 119-125.

— 1930. *Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamtchatka-Expedition 1920 1922. Plecoptera*. Ark. Zool. 21A[7] : 1-8.

— 1932. *Algunos Plecópteros del Brasil*. Rev. chil. Hist. nat. 36: 85-89.

— 1934. *Insectos suramericanos*. Publ. Rev. Acad. Cienc. 31: 9-28.

— 1936. *Insectos del Brasil*. Rev. Mus. Paulista 20: 726-732.

NEEDHAM, J. G. and E. BROUGHTON. 1927. *Central American stoneflies, with description of new species (Plecoptera)*. J. N. Y. ent. Soc. 35: 109-120.

NEEDHAM, J. G. and P. W. CLAASSEN. 1925. *A Monograph of the Plecoptera or stoneflies of America north of Mexico*. Ent. Soc. Am., Thomas Say Found. 2: 1-397.

NEWMAN, E. 1839. *On the synonymy of Perlites, together with brief characters of the old, and of a few new species*. Ann. Mag. nat. Hist. 3: 32-37; 84-90.

OLIVIER, G. A. 1811. *Némoure*. In: *Encyclopédie méthodique. Dictionnaire des Insectes*. 8: 185-187.

PANZER, G. W. F. 1799. *Fauna Insectorum Germanicae initia*. Heft 71, Jahrg. 6.

PICTET, A. E. 1865. *Synopsis des Névroptères d'Espagne*. 1-123, 14 pl. (*Plecoptera* p. 11-22, pl. 1-2).

PICTET, F. J. 1832. *Mémoire sur les larves de Némoures*. Ann. Sci. nat. 26: 369-391.

— 1833. *Mémoires sur les métamorphoses des Perles*. Ann. Sci. nat. 28: 44-65.

— 1835. *Description de quelques nouvelles espèces d'insectes du bassin du Léman*. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 7: 173-190, 1 pl. (1836); vgl. auch p. 000.

— 1841. *Histoire naturelle générale et particulière des insectes Névroptères. Famille des Perlides*. 1. Partie: 1-423.

PODA VON NEUHAUS, N. 1761. *Insecta Musei Graecensis, quae in ordines, genera et species juxta Systema Naturae Linnaei digessit*. 1-127.

RAUŠER, J. 1957. *Zur Kenntnis der herbstlichen Protonemura-Arten (Plecoptera)*. Čas. čsl. Spol. ent. 54: 369-378.

RETZIUS, A. J. 1783. *Caroli de Geer genera et species insectorum*. 200 pp.

RICKER, W. E. 1938. *Notes on specimens of American Plecoptera in European collections*. Trans. R. Canad. Inst. 22: 129-156.

RIS, F. 1896. *Die schweizer. Arten der Perlidengattung Dictyopteryx*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 9: 303-313.

— 1902. *Die schweizerischen Arten der Perliden-Gattung Nemura*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 10: 378-406, pl. 1-6.

SAY, T. 1823. *Description of Insects belonging to the order Neuroptera Linn. and Latr. collected by the Expedition under the command of Major Long*. Godman's western quart. Rep. 2: 160-165.

SCHNEIDER, W. G. 1847. *Über die schlesischen Perla-Arten*. Arb. schles. Ges. vaterl. Kultur 1847: 13-16.

STEPHENS, J. F. 1836. *Illustrations of British entomology; or, A synopsis...* etc., vol. 6.

UJHELYI, S. 1969. *Data to the Knowledge of the Distribution of Stone Flies (Plecoptera) in Hungary*. Opusc. zool. Budapest 9: 171-182.

VASILIU, G. D. und E. COSTEA. 1942. *Systematische Überprüfung der Steinfliegen (Plecoptera) Rumäniens und deren geographische Ausdehnungsfläche*. Anal. Inst. Cerc. pisc. Rom. 1: 191-204.

WEIDNER, H. 1962. *Die entomologischen Sammlungen des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums. IV. Teil Insecta I*. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 60: 81-109.

ZETTERSTEDT, J. W. 1840. *Insecta Lapponica descripta. Famil. 5. Perlariae Latr.*: 1055-1060.

ZHILTZOVA, L. A. 1961. *On the Study of the Fauna of Plecoptera of the Caucasus. 5. Plecoptera of Armenia*. (russ.) Ent. Obozr. 40: 872-880.

— 1964*a*. *Die Plecoptera des europäischen Teils der Sowjetunion und des Kaukasus*. Gewäss. Abwäss. 34/35: 101-114.

— 1964*b*. *Plecoptera*. In: BEI-BIENKO, Opred. Nasekom. ewrop. tschast. SSSR 1: 177-200.

ZWICK, P. 1967. *Revision der Gattung Chloroperla Newman.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 40:1-26.

— 1970. *Was ist Nemoura marginata F. J. Pictet 1836? Bestimmung eines Neotypus und Beschreibung einer neuen europäischen Nemoura-Art. (Ins. Plecoptera).* Rev. suisse Zool. 77: 261-272.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, nº 59: 1195-1200 — Décembre 1971

Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum II. Anoetiden (Acari) aus Kephallinia, Griechenland

von

S. MAHUNKA
Zoologische Abteilung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums
Budapest

Mit 8 Textabbildungen

Durch das freundliche Entgegenkommen von Dr. B. Hauser, Naturhistorisches Museum, Genf wurden mir an verschiedenen Stellen gesammelte Boden- und Streuproben aus Kephallinia, die zum Teil im Moczarsky-Winkler Apparat, zum Teil im Berlese Apparat ausgelesen wurden zur Bearbeitung übergeben.

In dem zur Bestimmung vorliegendem Material konnten 4 Anoetida — Arten vorgefunden werden, von denen 2 sich neu für die Wissenschaft erwiesen. Nachstehend werden die Arten beschrieben und ihre Fundorte bekanntgegeben.

Anoetus feroniarum (Dufour, 1839)

Fundorte: Ke-70/15: Strasse von Agona nach Livadion: vorletzte (vor Ebene) Strassenkehre, Gesiebe hauptsächlich unter Pistacia und etwas *Quercus coccifera*, 9. 4. 1970. Ke-70/18: Strasse von Agona nach Lixourion: 3 km hinter Agona, Gesiebe unter *Quercus coccifera*, 9. 4. 1970. Ke-70/23: Hang des Aenos, ca 200 m über Omala-Ebene, Gesiebe unter *Quercus pubescens*, 15.4.1970.

Anoetus hauseri sp. nov.

Dimensionen: Länge: 144—151 μ, Breite: 90—99 μ.

Habitus. Stimmt mit der im allgemeinen bekannten Aneotoid-Deutonymphenform überein. Auf der Dorsalseite Prodorsum und Opisthosoma gleicherweise gut zu sehen, mit verhältnismässig grossen Punkten ornamentiert. Farbe hellgelb.

Dorsalansicht. (Abb. 1). Prodorsum fast dreieckförmig, Seite nur in der Nähe der Basis gewölbt abgerundet. Haar p_1 entspringt vor p_2, sie sind den Opisthosoma-Haaren ähnlich, ganz klein.

Ventralansicht (Abb. 4). Gnathosoma gross, kaum länger als breit, trapezförmig. Apodemen auf der vorderen Sternalplatte kurz, keins erreicht das 3. Apodema der hinteren Sternalplatte. Hinteres Sternalapodema hingegen lang, bildet mit dem 4. Apodema ein geschlossenes Netz. Auf den 1. und 3. Epimeren sehr grosse Saugnäpfe vorhanden, vorderes Paar liegt auf dem 2. Apodema. Haftplatte sehr gross, füllt vollkommen den Teil hinter dem 4. Beinpaar bis zum Körperende aus. Die daraufbefindlichen, funktionierenden Saugnäpfe auch sehr gross und gut entwickelt.

Beine. Auf dem Tarsus des 1. Beines (Abb. 2) mächtiges, blattförmiges Hafthaar vorhanden, daneben bzw. darunter ein kleineres, aber ein grossflächiges am Ende sich verbreitendes weiteres Tasthaar vorhanden. Solenidium ω_1 dünn, kurz, das auf der Tibia entspringende Solenidium ω_2 hingegen ausserordentlich gross, lang, reicht über die Hälfte des Tarsus. Lang und überraschend dick ist auch ε. Tasthaar (φ_1) ausserordentlich lang (70 μ) reicht weit über die Spitze des Tarsus hinaus, ist länger als Tarsus und Tibia zusammen. Endhaare des 3. und 4. Beines. von kennzeichnender Form, am Ende der beiden eine grosse, runde platte Verdickung. Länge des Endhaares vom 3. Bein nahezu dreimal so lang wie die Endhaare des 4. Beines.

Untersuchungsmaterial: 1 Ex. (Holotype): Ke-70/23: Hang des Aenos cca. 200 m über Omala-Ebene, Gesiebe unter *Quercus pubescens*, 11. 4. 1970. 17 Ex. (Paratypen): Fundort wie beim Holotypus. Holotypus und 9 Paratypen werden im Naturhistorischem Museum, Genf, 8 Paratypen werden im Naturhistorischen Museum, Budapest unter Inventarnummer A-368 p-71 aufbewahrt.

Bemerkung: Die neue Art lässt sich am leichtesten durch die Endhaare des 3. und 4. Beines von allen bisher bekannten Arten unterscheiden. Eine Ähnlichkeit finden wir bei den Arten *Anoetus indicus* Oudemans, 1911, *A. longitubus* Mahunka, 1969 und bei *Rhaphidotrix gozmanyi* Mahunka, 1967, welche jedoch wegen Fehlen der Saugnäpfe auf den Epimeren in eine andere Gattung gestellt wurde. Auf Grund des Habitus, der Chaetotaxie des 1. Beines und der äussers kennzeichnenden Ausbildung der Ventralseite steht sie der Art *A. indicus* am nähesten, doch ist bei der letzteren das Gnathosoma bedeutend, nahezu doppelt so breit wie lang, die Oberfläche des Körpers hingegen glatt.

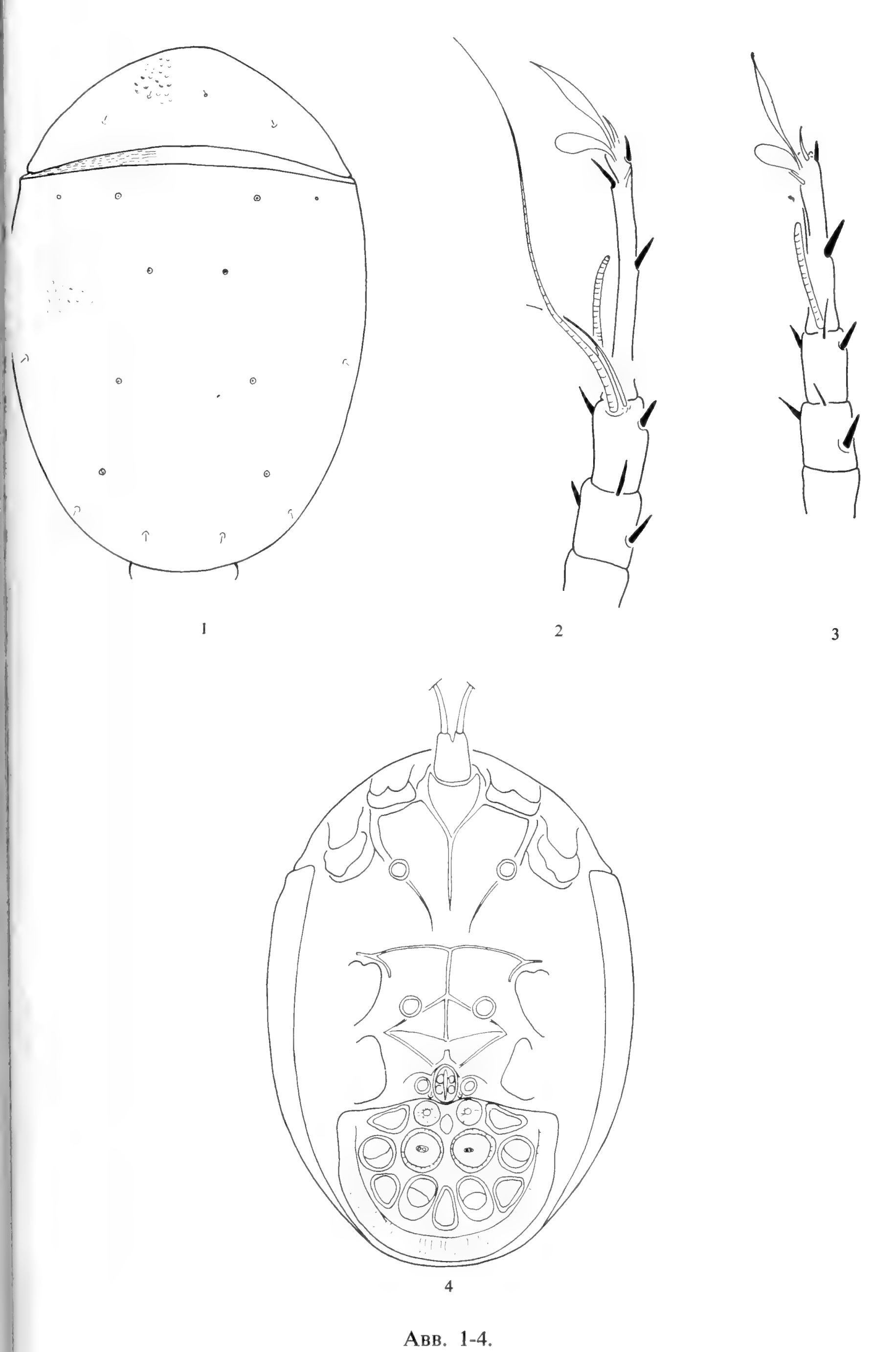


ABB. 1-4.
Anoetus hauseri sp. nov.,
1: Dorsalseite, 2: Bein I, 3: Bein II, 4: Ventralseite.

Die neue Art benenne ich zu Ehren von Dr. B. Hauser, Naturhistorisches Museum, Genf.

Anoetus insularis Oudemans, 1914

Fundort: Ke-70/2: Strasse von Sami nach Argostolion, offene Macchien-Wälder, Gesiebe unter *Quercus coccifera* (über 5 m hoch). 6. 4. 1970.

Anoetus lunulatus sp. nov.

Dimensionen. Länge: 198—210 μ, Breite: 120—132 μ.

Habitus. Stimmt mit der allgemein bekannten Anoetoid-Deutonymphenform überein. Die ganze Oberfläche des Körpers punktiert. Auf dem Prodorsum ausserdem unregelmässige Bögen, Linien oder unförmige Verteifungen vorhanden Farbe gelb.

Dorsalansicht (Abb. 5). Prodorsum und Opisthosoma am ganzen Umfang gewölbt. Sämtliche Haare des Körpers winzig klein, kaum erkennbar. Von den beiden Haarpaaren die auf dem Prodorsum entspringen steht das innere bedeutend vor dem äusseren.

Ventralansicht (Abb. 8). Entweder das vordere sternale Apodema noch das 2. Apodema erreicht den Doppelbogen des 3. Apodema, die in der Mitte nicht mit Sicherheit feststellbar verschmelzen. Hinteres Sternalapodema endet ebenfalls frei. Auf der Oberfläche der 1. und 3. Epimere Saugnäpfe vorhanden. Haftplatte füllt den Teil hinter dem 4. Beinpaar vollkommen aus, ist nahezu zweimal so breit wie lang.

Beine. Auf dem Tarsus des 1. Beines (Abb. 6) löffelförmiges Tasthaar vorhanden, Solenidium ω_1 viel kürzer als ω_2. Tasthaar (φ_1) reicht bis zum zweidritte Teil des Tarsus, ε fehlt. Tasthaar des 2. Beines (Abb. 7) kleiner. Endhaar des 3 Beines blattförmig ausgebreitet. des 4. Beines fadenförmig verdünnt.

Untersuchungsmaterial. 1 Ex. (Holotype) Ke-70/18: Strasse von Agona nac Lixourion: 3 km hinter Agona, Gesiebe unter *Quercus coccifera*, 9. 4. 1970. 3 Ex (Paratypen): Ke-70/16: Athera, Bucht am Meer, Gesiebe unter *Quercus coccifera* 9. 4. 1970. 3 Ex. (Paratypen): Ke-70/36: Assos, Gesiebe von der Kastellhalbinse direkt an der Burgmauer unter *Ceratonia siliqua*, 7. 4. 1970. Holotypus un 3 Paratypen werden im Naturhistorischen Museum, Genf, 3 Paratypen ir Naturhistorischen Museum, Budapest unter Inventarnummer A — 369 p — 7 und A — 370 p — 71 aufbewahrt.

Die neue Art wird hauptsächlich durch das Muster des Prodorsum kennzechnet. Ein ähnliches erinnert gewissermassen an *Anoetus arcuatus* (Mahunka 1964) welche Art aus Angola beschrieben wurde, im übrigen unterscheidet si sich vollkomen von ihr.

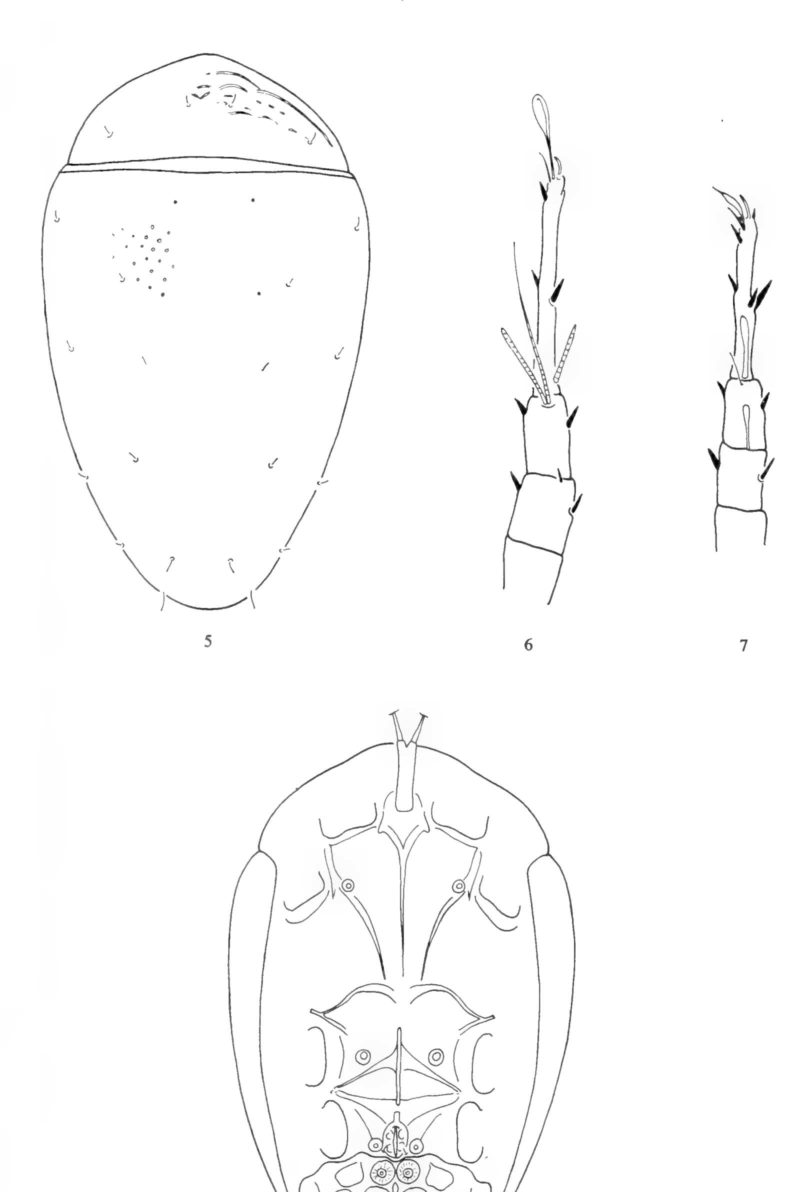


ABB. 5-8.
Anoetus lunulatus sp. nov.,
5: Dorsalseite, 6: Bein I, 7: Bein II, 8: Ventralseite.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden zwei neue Anoetiden der Gattung *Anoetus* beschrieben. Es sind dies: *Anoetus hauseri* sp. nov. und *Anoetus lunulatus* sp. nov.

LITERATUR

HUGHES, R. D. and C. G. JACKSON. 1958. *A review of the Anoetidae (Acari).* Virg. Journ. of Sci. 9: 5-198.

MAHUNKA, S. 1970. *Atkàk V. — Acari V.* Magyarorszàg Állatvilàga. 18: 1-76.

SCHEUCHER, R. 1957. *Systematik und Ökologie der deutschen Anoetiden. Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina.* 1: 233-284.

COMMUNICATIONS
FAITES À L'ASSEMBLÉE DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES,
TENUE À FRIBOURG LES 9 ET 10 OCTOBRE 1971

MITGETEILT AN DER VERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATURFORSCHENDEN
GESELLSCHAFT IN FREIBURG DEN 9. UND 10. OKTOBER 1971

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Burla, H. und **H. Schenker** (Zürich). Das Muster der Dichteverteilung von Teichmuscheln *(Anodonta)* im Zürichsee.

Aeschlimann, A., W. Büttiker, P. A. Diehl, G. Eichenberger, R. Immler und **N. Weiss** (Fribourg). Les tiques (Ixodoidea) des animaux sauvages de Suisse.

Grandjean, O., A. Aeschlimann und **P. A. Diehl** (Fribourg). Influences de copulations naturelles et artificielles sur la nutrition, la digestion, la vitellogénèse et la ponte chez les tiques (Ixodoidea).

Wagner, G. (Meikirch). Verfolgung von Brieftauben im Helikopter II. Mit Film.

Camenzind, R. (Zürich). Die Zytologie der frühen Embryonalentwicklung von *Mycophila speyeri*, einer Gallmücke mit paedogenetischer Fortpflanzung.

N° 60. **J. G. Peristiany, H. C. Lane** et **H. Huggel.**[1]. — Elaboration d'une solution de perfusion pour les veines alaires de *Pteropus giganteus* (Megachiroptères) par rapport au régime alimentaire et l'analyse hématologique.[2] (Avec 3 figures)

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie comparées de l'Université de Genève.

Introduction

Nous avons procédé à l'analyse ionique du sérum, ainsi qu'au dosage du glucose et des protéines sériques globales en vue d'établir une solution physiologique (C.S.3) pour la perfusion de la veine alaire digitale de *Pteropus giganteus.*

Nous avons déjà démontré dans une communication précédente (Peristiany, Lane et Huggel, 1969) chez une autre Mégachiroptère, *Roussettus aegyptiacus,* qu'une telle solution de perfusion restituait aux veines pulsatiles leurs propriétés d'excitabilité normale. La technique décrite dans ce travail antérieur nous permet d'étudier ce tissu à l'abri de toute influence provenant de la circulation ambiante.

Les chauves-souris en cage, nourries exclusivement avec des fruits et certains légumes souffrent, après environ deux mois, d'une déficience alimentaire. Cet état se caractérise par:

a) Une perte de la fourrure, plus particulièrement de la région de la tête, du cou, et de la face ventrale thoracique et abdominale,

b) une apparence terne et sèche de la fourrure,

c) l'apparition de plusieurs blessures qui se cicatrisent mal,

d) une tendance à la diarrhée.

Pour pallier cette déficience nous avons essayé d'ajouter à leur eau potable, ainsi que directement sur les fruits, une concentrée polyvitaminée (Supradyne ROCHE). Toutefois, ce traitement s'avérant insuffisant, nous avons ajouté aux repas un complément nutritif protéinique et vitaminé, une fois par semaine (Futterzusatz für Fleischfresser No 168 (NAFAG), Gossau S.G.)[3] .

Nous avons comparé l'image sanguine d'animaux nourris avec et sans ce complément nutritif.

---

[1] Avec la collaboration de Mlle M. Reymond.

[2] Travail subventionné par le Fonds national N° 5082.3 et 3490.70.

[3] Nous remercions le docteur Wackernagel du Jardin zoologique de Bâle pour ses conseils.

Méthodes

Chaque animal est assommé et le sang est prélevé par ponction cardiaque au niveau du ventricule droit.

Les analyses sériques et sanguines ont été effectuées au moyen des méthodes d'analyse suivantes:

A. *Spectrométrie*

a) Protéines par Biuret.

b) Phosphates inorganiques par l'acide amino-naphtol sulfonique (de Frischke et Subbarow).

c) Glucose par l'ortho-toluidine (selon Dubowsky).

B. *Titration*

a) Chlore par Hg $(NO3)_2$ (selon Schales et Schales).

b) Calcium par EGTA avec l'hydroxy-naphtol-bleu comme indicateur (selon Reinouts van Haga).

C. *Microphotométrie de flamme* (E.E.L.)

a) Sodium.

b) Potassium.

D. *Spectrométrie à flamme par absorption atomique* (Perkin et Elmer)

Magnésium.

E. *Microcentrifugation*

Hématocrite.

F. *Spectrocolorimétrie*

Hémoglobine au moyen des réactifs de Hycel.

G. *Osmométrie*

Sang total par cryoscopie selon l'osmomètre de Fiske.

H. *pH*

pH-mètre compensateur avec micro-électrode.

NUTRITION

Deux cents grammes de complément nutritif sont ajoutés aux repas une fois par semaine. Ceci correspond, en moyenne, à 43 grammes par repas de 4,3 kilos pour 24 animaux (10 g/Kg fruit).

Voici la composition de ce complément nutritif:

Protéines totales	30—33 %
Graisses totales	5—7 %
Fibres brutes	0,5—1 %
Calcium	4—5 %
Phosphore	1,8—2,2 %
NaCl	1,5—1,7 %
16 vitamines 6 oligoéléments	3 %
Total de substance nutritive	74—78 %

Les protéines animales et végétales sont en rapport de 1: 1.

RÉSULTATS

La figure I représente les valeurs ioniques trouvées chez Pteropus giganteus avant, et deux mois après, l'intervention du complément nutritif. La solution physiologique (C.S.3.), dérivée de cette analyse sérique, est représentée en gramme par litre. Cette solution est ramenée à un pH de 7,4 par l'adjonction de 2-3 gouttes de H_2SO_4 concentré.

Chez l'animal nourri avec le complément, nous retrouvons une augmentation statistiquement insignifiante en chlore, sodium et glucose, accompagnée d'une baisse en potassium (11,9%) et phosphates inorganiques (10,3%). Les pourcentages de protéines (18%), d'hémoglobine (21%) et d'hématocrite (22%) sont sensiblement en hausse. Les taux de calcium et de magnésium restent inchangés.

Dans la figure 2, nous comparons ces deux groupes de résultats avec ceux qui ont été obtenus chez une autre Macrochiroptère, *Rousettus aegyptiacus.* Dans cette même figure, à titre de comparaison, figurent des moyennes pour ces valeurs relatives à treize mammifères pris au hasard (Altman et Dittmer 1961). Nous remarquons que c'est le sérum des deux Macrochiroptères qui est le plus riche en magnésium et phosphates. Selon le régime imposé, celui du Pteropus est égal (sans complément) ou plus faible (avec complément) en potassium. Chez les deux espèces, le sérum est plus pauvre en sodium, chlore et calcium.

Valeurs Ioniques .. m.eq/l .	Na^+	Cl^-	Ca^{++}	K^+	Mg^{++}	$PO_4^=$
Avec NAFAG	139± 4	110±2	4,6± 0,7	5,9±0,9	2,7± 0,3	3,5±1,6
Sans NAFAG	133± 10	106±5	4,5± 0,4	6,7±0,8	2,8±0,4	3,9±1,4

Teneur en Glucose	1,5 g/l	pH Sanguin	7,38
Proteines Globales	68,8 g/l	Osmolarité Sanguin	315 m.Osm

SOLUTION PHYSIOLOGIQUE en g/l	NaCl : 5,647 KCl : 0,438 $CaCl_2 \cdot 2H_2O$: 0,333 $NaHCO_3$: 3,448 $MgCl_2 \cdot 6H_2O$: 0,267 Na_2HPO_4 : 0,073 Glucose : 2,00

FIG. 1.

Analyse sérique de Pteropus giganteus.
— l'effet de la nutrition sur les valeurs ioniques;
— la teneur en glucose et en protéines globales,
le pH et l'osmolarité de l'animal à nutrition complétée;
— l'élaboration de la solution physiologique.

Valeurs Ioniques.. m.eq/l.	Na^+	Cl^-	Ca^{++}	K^+	Mg^{++}	$PO_4^=$
Pteropus giganteus avec complément	139	110	4,6	5,9	2,7	3,5
Pteropus giganteus sans complément	133	106	4,5	6,7	2,8	3,9
Rousettus aegyptiacus	138	106	4,7	7,9	2,9	4,6
$\overline{X}$ de 13 mammifères	149	112	5,6	6,5	1,8	2,9

FIG. 2.

La comparaison des valeurs ioniques moyennes du sérum de 13 mammifères avec celles des macrochiroptères.

Trois ou quatre semaines après l'adjonction du régime nutritif artificiel, il y a déjà amélioration de toutes les perturbations citées dans l'introduction. La fourrure se régénère et les blessures se cicatrisent. Le comportement des animaux est nettement plus vif (cris, mouvements, agressivité).

Discussion

Les animaux nourris exclusivement avec des fruits et des légumes souffrent, après environ deux mois, de *symptômes d'anémie.* Deux mois après le début

VARIATIONS CHRONOTROPES ET INOTROPES

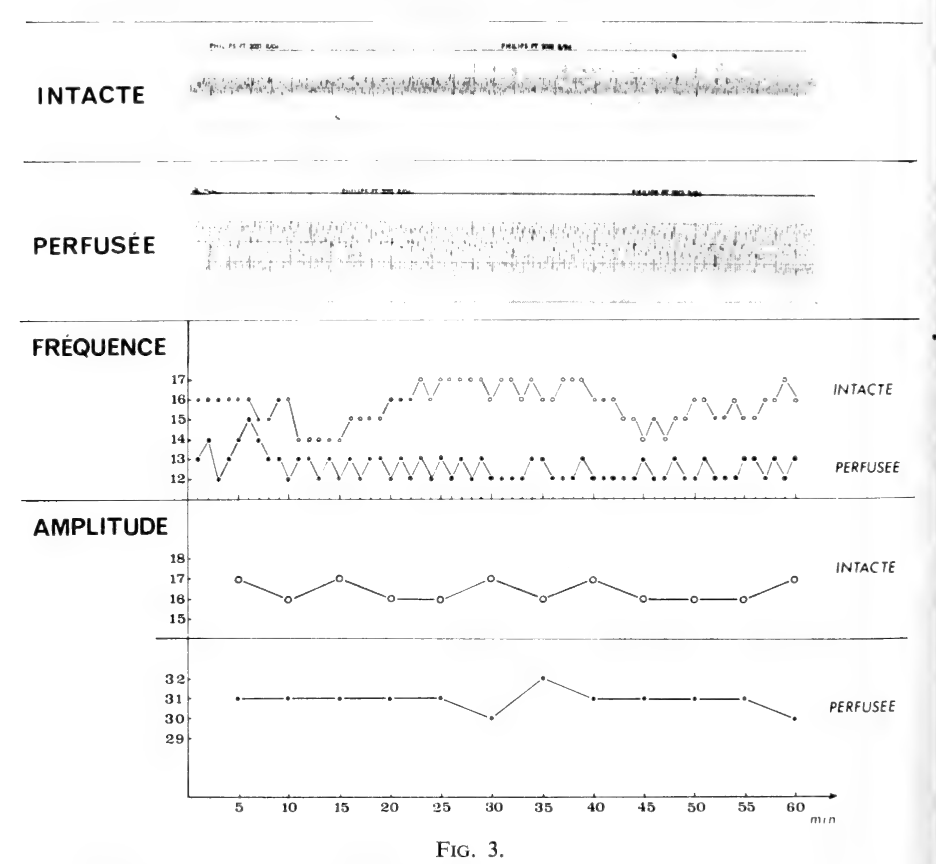


Fig. 3.

L'influence de la solution physiologique C.S.2. sur l'activité de la veine métacarpienne de Rousettus aegyptiacus par rapport à une préparation semblable intacte.

d'un régime au « Nafag » l'hématocrite passe de 37% à 46%, et l'hémoglobine de 84,3% à 102%. Le régime artificiel se répercute également sur la composition

onique, par des baisses importantes en potassium et en phosphates inorganiques, et par des hausses moins spectaculaires en sodium et en chlore. L'état d'affaiblissement physique est également amélioré. Ces observations démontrent nettement l'importance d'une adjonction nutritive quand les animaux sont destinés à séjourner longtemps en cage et à servir, par la suite, à des expériences scientifiques touchant directement au système sanguin.

La perfusion de la veine alaire digitale avec la solution physiologique (C.S.2.), établie selon l'analyse sérique de la Roussette, n'altère en rien les conditions physiologiques (fréquence, amplitude, tonus de base) préalables chez l'animal in vivo, comme le montre la Fig. 3. Des testes semblables effectués sur *Pteropus* avec la solution de perfusion (C.S.3.) (PERISTIANY, HUGGEL, 1971, sous presse) confirme l'intérêt d'une telle analyse sérique poussée.

RÉSUMÉ

On a analysé le sang de *Pteropus giganteus* (MEGACHIROPTÈRE) dans le but de préparer une solution physiologique pour la perfusion des veines digitales de l'aile.

On a remarqué, chez des animaux en cage depuis plus de deux mois, des symptômes de carence nutritive. Il a alors été procédé à une analyse sur un second groupe, après mélange dans leurs aliments d'un adjuvant nutritif riche en vitamines, graisses et protéines. Ce dernier groupe a vu sa santé s'améliorer immédiatement et, au bout de deux mois, on enregistrait chez les membres de ce groupe des valeurs beaucoup plus élevées en protéines sériques, hémoglobine et hématocrite. On constatait aussi que certaines de ces valeurs ioniques variaient.

La solution physiologique (C.S.3.) préparée à partir de cette dernière analyse, fut testée in vivo et s'avéra capable de conserver intactes les propriétés mécaniques et d'excitabilité du vaisseau (fig. 3).

ZUSAMMENFASSUNG

Das Blut von *Pteropus giganteus* (MEGACHIROPTERA) wurde im Hinblick auf die Herstellung eines künstlichen Perfusates für die autonomen Flügelvenen untersucht. Tiere, die 1-2 Monate in Gefangenschaft waren, zeigten Mangelerscheinungen, die von einer ungleichen Ernährung herrührten. Das Blut der Mangeltiere wurde mit dem Blut von Tieren verglichen, die einen hochwertigen Futterzusatz erhielten (tierische und pflanzliche Proteine, Günstig zusammengesetzt). Nach 2 Monaten zeigten die Zusatzfuttertiere eine starke Erhöhung der Serumproteine, des Hämoglobingehalts und des Haematokrits-werts. Es

wurde eine schwach Erhöhung des Na^+, Mg^+ und PO_4— gehalts im Serum festgestellt. Die physiologische Lösung C.S.3., nach den neuen Werten hergestellt behielt die mechanischen Eigenschaften der Venen und ihre Reizempfindlichkeit wie bei Normaltieren bei.

Summary

The blood of *Pteropus giganteus* (Megachiroptera) was analysed in view of preparing a physiological solution for the perfusion of the wing digital veins.

Animals caged for a period extending two months were noted to display symptoms of nutrient deficiency. A second group was therefore also analysed after the mixing of a nutrient adjuvent, rich in vitamins, fats and proteins, to their diet. This latter group immediately improved in health, and were found after a further period of two months, to possess considerably higher values in serum protein, haemoglobin and hematocrite. Certain ionic values were also found to change.

The physiological solution (C.S.3.) prepared from this final analysis, was tested in vivo, and found to preserve intact the mechanical and excitable properties of the vessel (fig. 3).

BIBLIOGRAPHIE

Altman, Ph. and D. Dittmer. 1961. *Blood and other body fluids*. Fed. of Amer. Soc. f. Exp. Biol.

Peristiany, J. G., H. C. Lane et H. J. Huggel. 1969. *Analyse ionique du sérum de la chauve-souris (Rousettus aegyptiacus) et l'élaboration d'une solution physiologique (C.S.I.) pour la perfusion de la veine alaire digitale.* J. Physiol. 61, suppl. 2: 370-371.

Peristiany, J. G. et H. J. Huggel. 1971. *Le mécanogramme et quelques effets de la pression intérieure et du calcium sur la motricité des veines métacarpiennes du Pteropus giganteus (Mégachiroptères).* Revue suisse Zool. 78: 1209-1221.

N° 61. **J. G. Peristiany** et **H. Huggel.** — Le mécanogramme et quelques effets de la pression intérieure et du calcium sur la motricité des veines métacarpiennes du *Pteropus giganteus* (Megachiroptères).[1] (Avec 10 figures)

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie comparées de l'Université de Genève.

Introduction

La perfusion *in vivo* de la veine alaire digitale de la Chauve-souris avec une solution physiologique, et l'observation de son activité autonome au moyen d'une cellule photo-électrique reliée à une table traçante (Peristiany, Lane, Huggel, 1969/1971) a permis l'étude de ce tissu dans des différentes conditions.

Dans cette communication préliminaire, nous comparons le mécanogramme et le débit normaux, avec certains effets de la dénervation, de modifications ioniques, ainsi que de la pression de perfusion, sur ces (deux) paramètres.

Il n'y a que peu de travaux connus chez les Megachiroptères, et les méthodes d'enregistrement que nous employons nous permettent de comparer les résultats avec ceux de la littérature, plus abondante chez les Microchiroptères.

Résultats

A. Observations générales

Dans le cas de *l'aile isolée* des deux espèces, *Rousettus aegyptiacus* et *Pteropus giganteus*, la veine montre encore une motricité spontanée, mais à régime réduit, pendant plusieurs heures, parfois même jusqu'à dix-huit heures.

In vitro, la veine métacarpienne de *Rousettus* est capable de répondre à partir d'une pression artificielle intérieure de 2-3 cm H_2O.

La veine perfusée *in vivo* de *Pteropus*, par contre, reste flasque et inactive jusqu'à une pression d'au moins 10 cm H_2O.

Chez ces deux espèces de Megachiroptères étudiées *in vivo*, la distension rapide de la veine (par augmentation brusque de la pression) déclenche l'apparition de contractions très intenses et rapides, lesquelles peuvent momentanément bloquer la veine. Après quelques minutes, le système se stabilise et le travail de la veine correspond à la situation de la nouvelle pression de façon normale. Par

[1] Travail subventionné par le Fonds national N° 5082.3 et 3490.70.

contre, des variations progressives de la pression permettent à la veine de réajuster son tonus presque instantanément.

La chronotropie de chaque segment intervalvulaire peut être indépendante de celle des segments contigus. Le plus grand déplacement des parois se fait au milieu des segments. Nous attribuons cette plus grande résistance de la région péri-valvulaire contre la pression intraveineuse au fait qu'elle est plus riche en fibres élastiques (étude histologique H. LANE, à paraître).

In situ, la veine n'a jamais une forme complètement ronde, de sorte que l'amplitude de contraction est nettement plus élevée dans le plan horizontal.

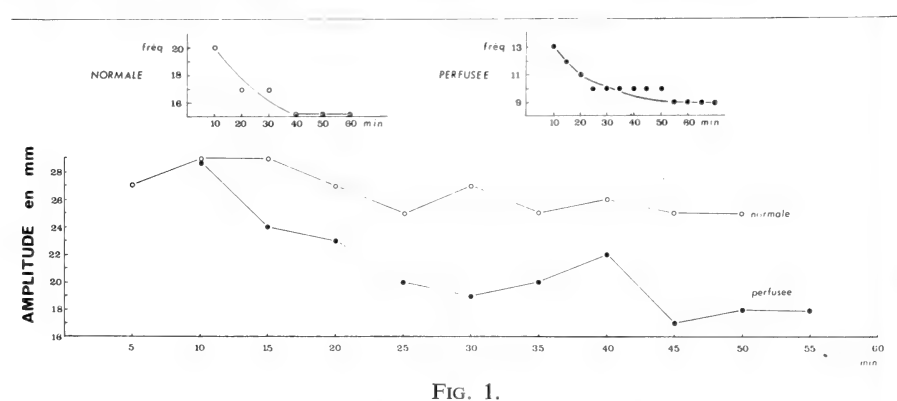


FIG. 1.

Les préparations dénervées normale (A) et perfusée (B)
de la Megachiroptère Rousettus aegyptiacus (Peristiany, Lane, Huggel, 1969).
Dans les deux cas, A et B, la fréquence s'abaisse de 25 à 30%.
La décroissance de l'amplitude est plus importante dans le cas de la veine dénervée perfusée.

La dénervation de la veine métacarpienne au niveau proximal (fig. 1) s'accompagne d'une baisse de la chronotropie et de l'inotropie, lesquelles après 40-60 minutes sont diminuées de 25-30%. Les amplitudes sont le plus souvent irrégulières. Une telle préparation perfusée peut encore maintenir ce régime pendant plus que quatre heures.

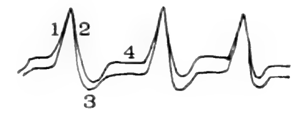
B. LE MÉCANOGRAMME

I. Dans le cas d'un **rythme régulier,** deux formes de contractions se présentent. D'AGROSA (1970) a qualifié ces deux types trouvés chez les Microchiroptères comme « continu » et « discontinu » par rapport à l'existence ou à l'absence d'une période de repos.

Le mécanogramme de *Pteropus giganteus* se laisse comparer avec le schéma d'Agrosa, mais grâce à la plus grande variabilité présente, une analyse plus détaillée a été possible.

a) Dans la forme « discontinue » (fig. 2 *a*), quatre phases se distinguent nettement:





1. Phase de contraction (systole)
2. Phase de remplissage (diastole)
3. Repos anisotonique
4. Repos isovolumétrique

FIG. 2 *a*.

Le Mécanogramme normal de la veine métacarpienne intacte de Pteropus giganteus, dans la forme « discontinue ».

I. **Une phase de contraction** — de durée rapide (systole).

II. **Une phase de remplissage** — d'amplitude plus importante et d'abord rapide, puis de plus en plus lente (diastole).

III. **Une phase de repos anisotonique** — laquelle ramène l'état de dilatation de la veine au niveau du tonus de base. Cette phase varie en hauteur autour d'un tonus de forme oscillante.

IV. **Une phase isovolumétrique** — de durée plus longue, mais également variable.

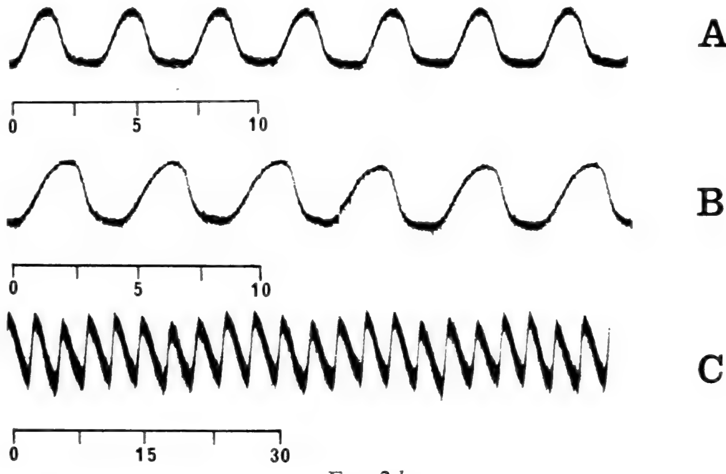


FIG. 2 *b*.

Le Mécanogramme normal de Pteropus giganteus, dans la forme « continue ».

A. Les phases systoliques et diastoliques sont de durée égale.
B. La durée de la phase systolique est supérieure à la durée de la phase diastolique.
C. La durée de la phase systolique est inférieure à la durée de la phase diastolique.
Les chiffres 0, 5, 10, etc., représentent l'écoulement du temps en secondes.

b) Les contractions « continues » sont caractérisées par l'absence de la phase de repos isovolumétrique. La phase systolique peut être de durée égale, supérieure ou encore inférieure à celle du diastole (fig. 2 *b*). La forme d'activité discontinue et continue peuvent s'intercaler sans raison évidente, de même que chez les Microchiroptères.

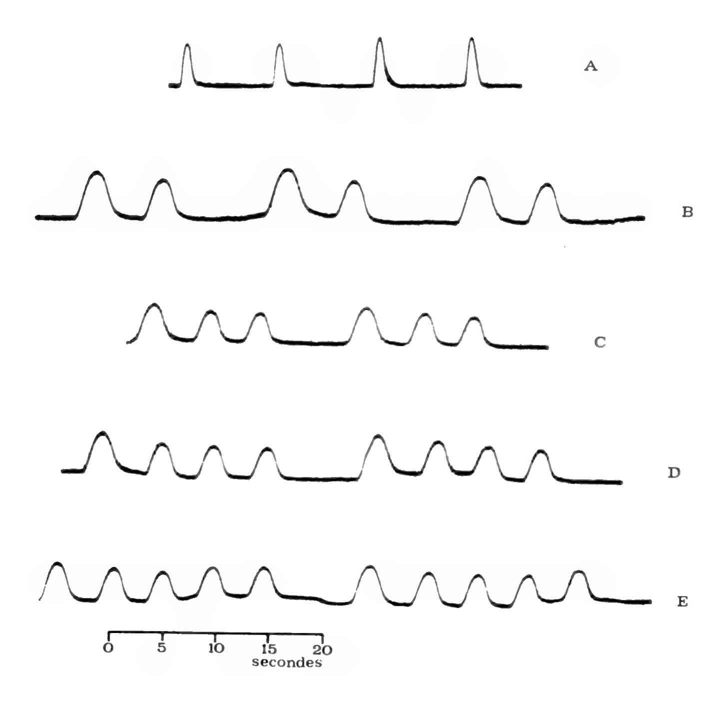


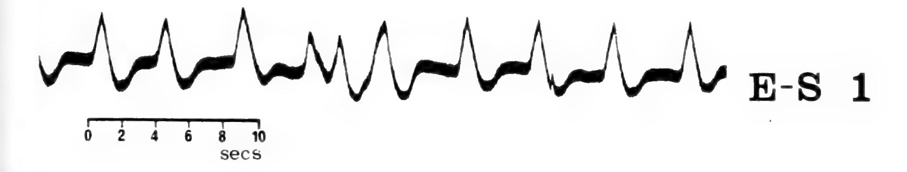
FIG. 3.

Regroupement des contractions « continues » *chez Pteropus giganteus*, à des différentes pressions de
A: 75 cm H_2O B: 80 cm H_2O
C: 90 cm H_2O D: 90 cm H_2O
E: 100 cm H_2O

On a aussi observé des contractions du genre « continu » regroupées au nombre de un à cinq, selon la pression artificielle imposée (fig. 3). Dans ce cas, chaque amplitude est d'une hauteur inférieure à celle qui la précède. Les repos isovolumétriques qui séparent les contractions regroupées sont de durée très longue et jouent ici le rôle de « repos compensateur ».

Parfois, on a la chance de voir le passage du type de contraction discontinu au type continu par un raccourcissement progressif de la phase isovolumétrique.

II. Dans le cas d'un **rythme irrégulier,** nous pouvons distinguer trois genres d'activité.



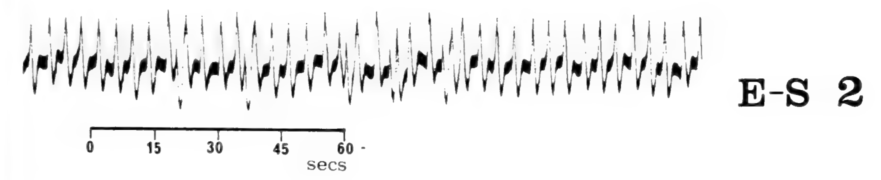


FIG. 4.

Extra-systoles de la veine alaire digitale de Pteropus giganteus.

E-S 1 Une seule extra-systole qui suit à une phase systolique infra-liminaire.

E-S 2 Une seule extra-systole suit des phases systoliques infra-liminaires et prématurées.

a. *Extra-systoles :* pour des raisons inconnues intrinsèques, même chez 'animal intact, une extra-systole apparaît dans la plupart des cas après une ystole prématurée et infraliminaire (fig. 4). L'extra-systole, elle-même, n'est amais précédée d'un repos isovolumétrique. Son amplitude systolique est de ıauteur variable, tandis que l'amplitude diastolique est toujours supérieure à la ›récédente normale, et crée donc un état de remplissage supérieur. La contraction suivante est supérieure à toutes les autres de manière à rétablir ou dépasser nême le niveau systolique normal. Par opposition à l'extra-systole du cœur, elle-ci n'a pas de repos compensateur.

b. *Extra-diastoles :* Après plusieurs amplitudes diastoliques insuffisantes, ce nanque de remplissage adéquat est compensé par une ou plusieurs extra-diastoles fig. 5). L'extra-diastole est caractérisée par l'inversion totale des phases successives du mécanogramme (diastole — systole — phase de repos isovolumétrique). ..'amplitude de déplacement diastolique peut augmenter de 100% tout en gardant peu près la même fréquence.

Etant donné que le cycle de contraction s'inverse, que la phase diastolique emplace la systole, et que le segment est fermé à son niveau proximal, par une alve, cette « contraction diastolique » pourrait fonctionner comme **pompe à uccion** en vue d'augmenter le débit veineux, qui précédemment avait beaucoup aissé.

c. *Arythmies complètes :* Quelquefois, la veine semble être incapable, pendant lusieurs minutes, pour des raisons également inconnues, de s'adapter à un ythme défini.

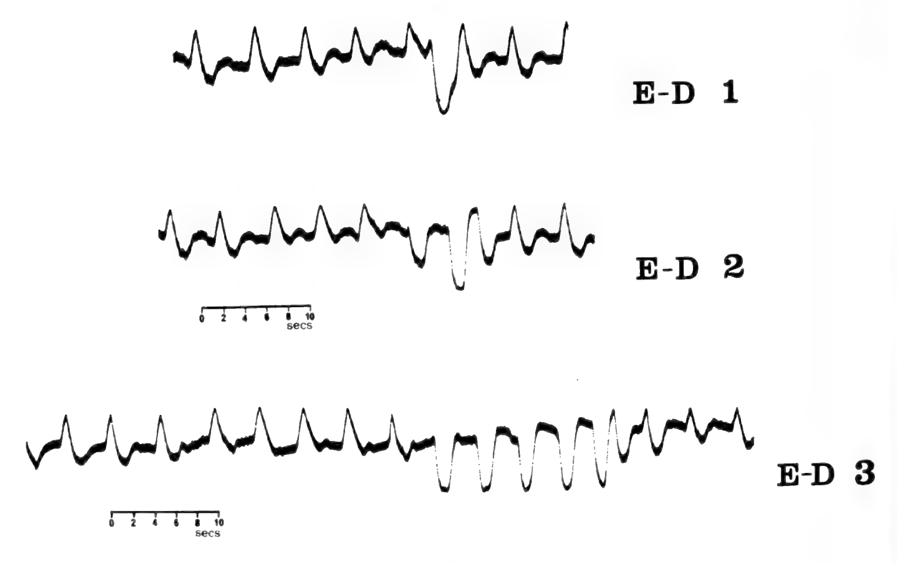


FIG. 5.

Extra-diastoles de la veine alaire digitale, Pteropus giganteus.
On note une (E-D 1), deux (E-D 2) et cinq (E-D 3) extra-diastoles, qui compensent des phases de remplissage précédentes insuffisantes.

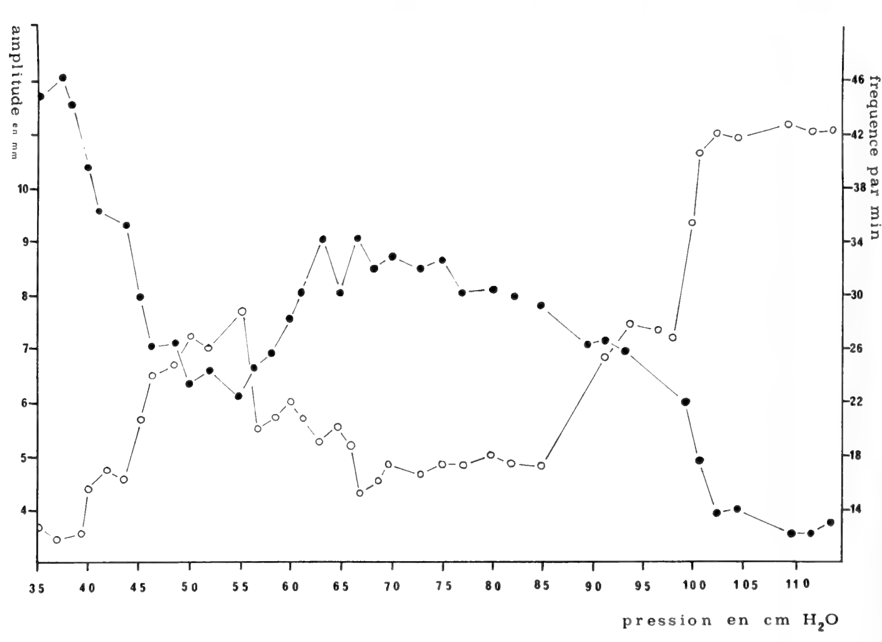


FIG. 6.

L'augmentation de la pression de perfusion (entre 35 et 110 cm H_2O) *de la veine métacarpienne de Pteropus giganteus.*
La fréquence est représentée par des points blancs et *l'amplitude* par des points noirs.

C. INFLUENCE DE LA PRESSION INTERNE

L'accroissement progressif de la pression de perfusion à partir de la pression physiologique d'environ 35 cm H_2O et jusqu'à une pression d'environ 80 cm H_2O augmente le débit selon une progression linéaire. A des pressions supérieures à celle-là, le débit accuse subitement une augmentation exagérée et atteint son point maximum vers 110 cm H_2O.

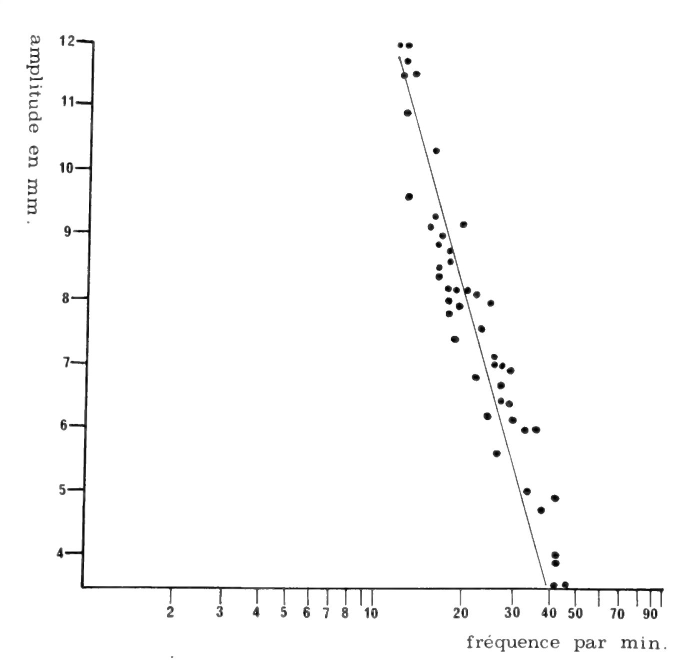


FIG. 7.

La relation exponentielle entre la fréquence et l'amplitude, pendant l'augmentation et la décroissance de la pression de perfusion (entre 35 et 110 cm H_2O) *de la veine alaire digitale de Pteropus giganteus.*

En comparant l'augmentation du débit avec les variations de fréquence et d'amplitude (fig. 6), on peut distinguer *trois zones* : une première (entre 35 et 60 cm H_2O) où la fréquence augmente et l'amplitude baisse; une deuxième (entre 60 et 90 cm H_2O) où leur rapport s'inverse; et finalement une troisième zone aphysiologique où la fréquence augmente brusquement, tandis que l'amplitude décroît et atteint des valeurs négligeables à une pression d'environ 125 cm H_2O.

In en ressort que la fréquence et l'amplitude restent strictement liées entre elles, comme le montre la courbe de régression (fig. 7). Il faut donc mesurer simultanément les deux paramètres pour toute étude de l'influence de la pression interne.

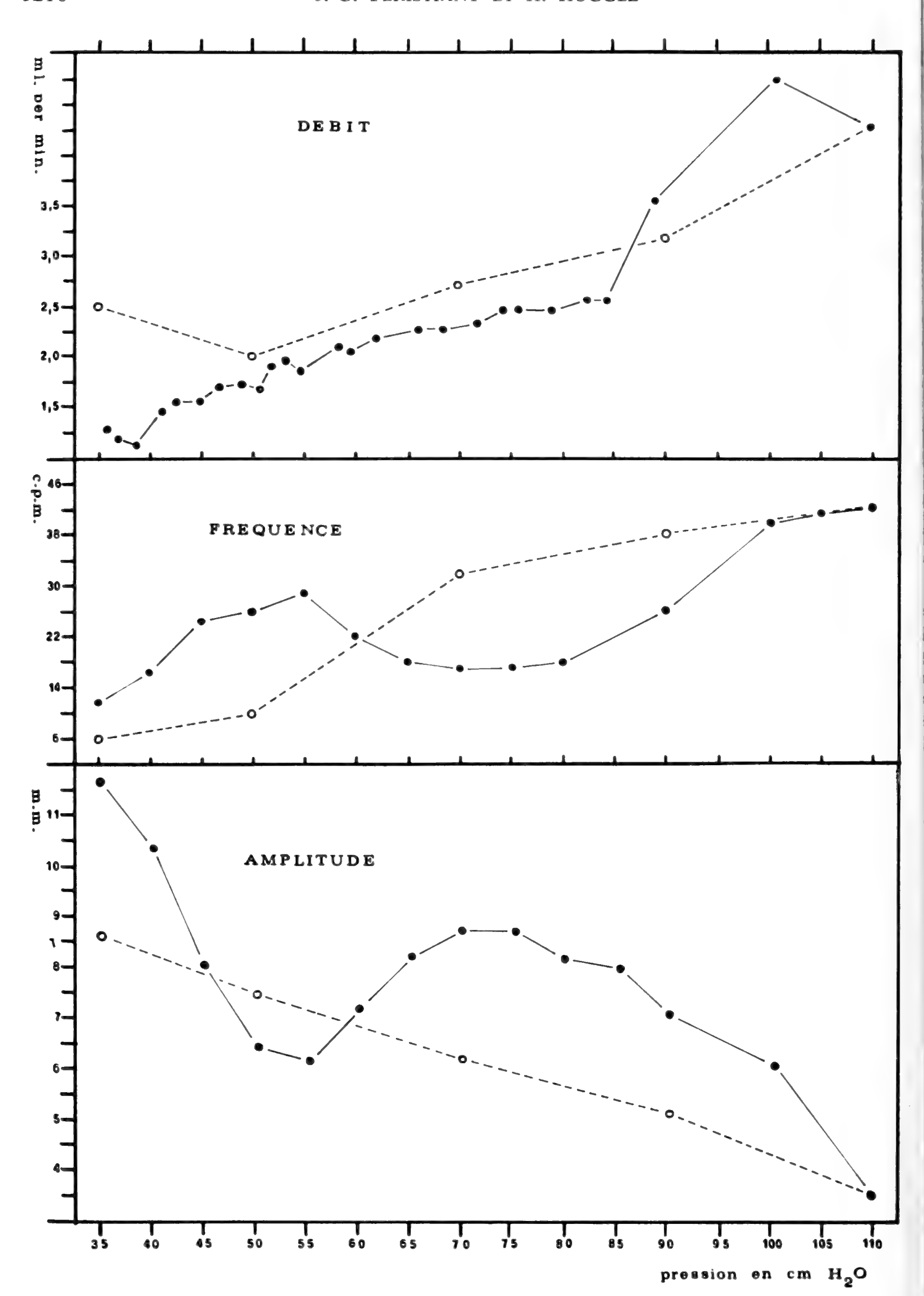


FIG. 8.

L'effet hystérésique sur les paramètres de débit, d'amplitude et de fréquence, pendant la restitution d'une pression physiologique initiale chez la veine alaire digitale perfusée de Pteropus giganteus.
L'élévation de la pression est représentée par des lignes continues à points noirs.
La réduction de la pression est représentée par des lignes discontinues à points blancs.

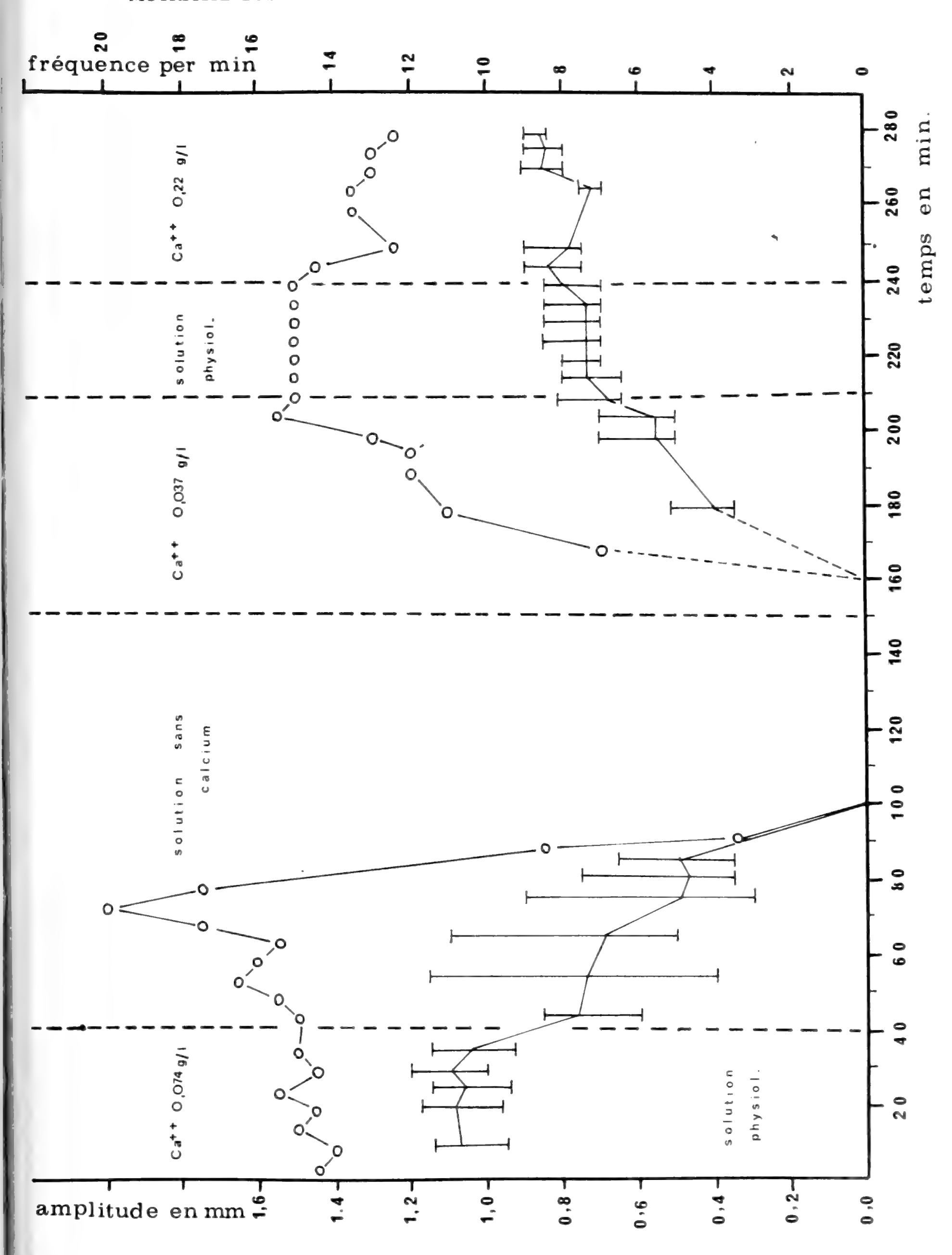


FIG. 9.

Influence du Ca^{++} sur les paramètres de fréquence (en ligne continue) *et d'amplitude* (points blancs à ligne discontinue). Les traits verticaux sur la courbe d'amplitude représentent *la déviation standard des amplitudes de contraction.*

Les courbes de fréquence, d'amplitude et de débit montrent, pendant le retour progressif, et jusqu'à la pression physiologique initiale de 35 cm H^2O, une nette **hystérèse** (fig. 8). Ceci est une preuve que l'état de dilatation de la veine détermine les paramètres de l'amplitude et de la fréquence, et par conséquent le débit.

D. L'influence du calcium sur l'excitabilité

Des expériences préliminaires sur l'influence du CALCIUM sur l'excitabilité de la veine pulsatile des Megachiroptères se laissent comparer avec les résultats obtenus chez la « veine porte » du Rat par AXELSSON, WAHLSTROM, JOHANSSON et JONSSON (1967), malgré une structure assez différente des deux types de veine.

Lorsqu'on passe d'une solution physiologique à une solution *dépourvue* de calcium (fig. 9) la chronotropie augmente et l'inotropie s'abaisse continuellement pendant 30 à 40 minutes. Toutefois, les contractions sont irrégulières. Après ce temps, l'amplitude et la fréquence décroissent rapidement et les contractions s'arrêtent complètement après environ 60 minutes. Le débit diminue, passant de 1,7 ml/min à 0,3 ml/min.

L'addition de 0,037 g/litre Ca^{++} (La moitié du contenu en calcium normal) à la solution de perfusion est suffisante pour restituer à ce tissu ses propriétés normales après 60 minutes d'influence de cette solution.

Un excès de 0,22 g/litre Ca^{++} (trois fois le contenu normal) augmente la force de contraction et réduit la fréquence de manière modérée.

Discussion

Les deux schémas principaux d'activité mécanique, observés sur les veines autonomes des ailes de Megachiroptères, sont très semblables à ceux que décrit d'AGROSA (1970) dans *Myotis lucifugus* (Microchiroptères).

Chez *Pteropus giganteus*, nous avons trouvé une plus grande complexité que chez tous les Chiroptères décrits précédemment par d'autres auteurs. Nous attribuons le champ de réaction plus étendu des veines de cette espèce, à une capacité particulière d'adaptation — à la fois aux conditions du milieu extérieur et aux conditions locales ambiantes internes.

Tout spécialement importants nous apparaissent les mécanismes grâce auxquels les « extra-systoles » et les « extra-diastoles » semblent capables de compenser respectivement des pressions systoliques et diastoliques insuffisantes. La présence des extra-diastoles suggère l'existence d'un mécanisme de pompage ou *succion*, dont l'action régulariserait le flux veineux par la suite de débits insuffisants. Ceci ne fait que démontrer encore plus clairement l'*autonomie absolue*

de chaque segment intervalvulaire et leur faculté de fonctionner en tant qu'unités totalement indépendantes.

Une augmentation brusque de la pression transmurale a le double résultat de provoquer une contraction et de servir ensuite à en déterminer la forme et la fréquence (WIEDEMAN, 1957-1959; WIEDERHIELM, 1967;d'AGROSA, 1970).

NICOLL et WEBB (1955) ont suggéré que les changements de tonus dans tous les vaisseaux varient selon l'état de distension des parois, et il est probable qu'au-dessus d'une certaine pression critique, les contractions spontanées engendrées par la déporalisation de la musculature lisse (MISLIN, 1948; HUGGEL, LANE, 1968) résultent de la stimulation d'éléments myogènes dans la paroi veineuse.

Les courbes hystérésiques obtenues pour la fréquence, l'amplitude et le débit lorsqu'on augmente, puis diminue, la pression de perfusion entre 35 et 110 cm H_2O, démontrent clairement l'influence du diamètre vasculaire — et donc du *tonus de base* — sur ces paramètres.

Bien que la plupart des auteurs aient minimisé les effets de la *dénervation proximale locale* de la veine digitale, il y a peu de doute que:

i. la perte de tonus et l'amplitude irrégulière qui résultent de cette dénervation,

ii. les résultats semblables obtenus lors d'expériences de perfusion analogues, d'où l'influence du pôle artériel est présumée absente, et

iii. les observations faites lors de l'augmentation de la pression de perfusion,

démontrent l'intervention d'un « facteur neural » agissant directement sur la veine, maintenant son tonus et, de ce fait, affectant ses propriétés d'excitabilité.

Il semblerait que l'absence d'ions de calcium dans le liquide perfusé ait pour premier effet d'inhiber le mécanisme contractile de la cellule musculaire lisse. L'effet correspondant, lorsqu'il accroît la fréquence de contraction, suggère une relation compétitive entre la « contraction » et la « dépolarisation cellulaire », dans laquelle le calcium joue un rôle primordial.

Dans des conditions physiologiques, la veine alaire de la Megachiroptère fait preuve d'une grande faculté d'auto-régulation locale, qui se traduit par une variabilité considérable de son activité mécanique selon les conditions ambiantes.

RÉSUMÉ

Le mécanogramme normal de la veine digitale du *Pteropus giganteus* (Megachiroptère) ressemble à celui des Microchiroptères. Une étude plus approfondie démontre l'existence de certaines arythmies telles que: le regroupement des contractions par nombres différents, des extra-systoles et extra-diastoles. En cas d'une pression de remplissage insuffisante, il semble qu'un mécanisme de succion

s'installe. Chaque segment intervalvulaire possède sa propre autonomie. La dénervation modifie considérablement l'activité sous condition d'une observation prolongée. L'absence de Calcium dans le perfusat augmente la fréquence et réduit l'amplitude de contraction. Des courbes hystérésiques, obtenues dans des expériences de variation des pressions, démontrent nettement l'influence du diamètre (tonus de base) sur l'excitabilité de la veine.

Summary

The basic pattern of mechanical activity of the digital vein of *Pteropus giganteus* (Megachiroptera) ressembles that of the Microchiroptera. A more detailed analysis than that existing in previous literature, brings to light certain arythmies including, the grouping of contractions in varying numbers, extra-systoles and extra-diastoles. Insufficient filling-pressure may be compensated by a succion mechanism. Each intervalvular segment displays complete autonomy. Denervation may be seen to considerably modify normal activity when observed for sufficient length of time. Absence of calcium in perfusa increases frequency, and decreases amplitude of contraction. Hysteresic curves obtained following pressure-change experiments, demonstrate influence of vessel diameter (tone) on venal activity.

Zusammenfassung

Das Mechanogramm von *Pteropus giganteus* (Megachiroptera) gleicht stark dem der Microchiroptera. Eine vertiefte Studie zeigt die Existenz gewisser Arythmien wie: Gruppierung der Kontraktionen mit wechselnder Häufigkeit, Extra-systolen und Extra-diastolen. Im Falle ungenügenden Füllungsdruckes scheint sich eine Art Saugpumpe einzustellen. Jedes Segment bewahrt seine Autonomie. Denervation modifiziert die Aktivität beträchtlich über sehr lange Beobachtungszeiten. Ca-Mangel im Perfusat erhöht die Frequenz und reduziert die Amplitude sehr stark. Im Druckversuch, auf- und absteigend, bilden sich typische Hysteresis-Kurven für die Kreislaufmenge, Amplitude und Frequenz und erlauben die Bedeutung des absoluten Durchmessers (Basis-tonus) auf die Reizbarkeit der Vene zu erklären.

BIBLIOGRAPHIE

D'AGROSA, L. S. 1970. *Patterns of venous vasomotion in the bat wing.* Am. J. Physiol. 218 (2).

HUGGEL, H.-J. 1959. *La pression sanguine du système veineux autonome de l'aile de la Roussette Eidolon helvum Kerr (Macrochiroptera).* Revue suisse Zool. 66: 315-321: 530-535.

— et H. C. LANE. 1968. *Quelques propriétés fondamentales de la veine pulsatile de chauves-souris.* J. Physiol. 66: 315-321.

MISLIN, H. 1941. *Die Venenperistaltik in der Flughaut der Kleinfledermause und Flughunde.* Verh. schweiz. naturf. Ges. 66: 315-321.

— 1948. *Das Elektrovenogramm (Eug) der isolierten Flughautvene (Chiroptera).* Experientia 4: 28.

NICOLL, P. A. and R. L. WEBB. 1946. *Blood circulation in the subcutaneous tissue of living bat's wing.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 46: 697-711.

— 1955. *Vascular patterns and active vasomotion as determiners of flow through minute vessels.* Angiology 6: 291-308.

PERISTIANY, J. G., H. C. LANE et H.-J. HUGGEL. 1969. *Analyse ionique du sérum de la chauve-souris (Rousettus aegyptiacus) et l'élaboration d'une solution physiologique (C.S.I.) pour la perfusion de la veine alaire digitale.* J. Physiol. 61, Suppl. 2: 370-371.

— 1971. *Elaboration d'une solution de perfusion pour les veines alaires de Pteropus giganteus (Mégachiroptères) par rapport au régime alimentaire et l'analyse hématologique.* Revue suisse Zool. 78: 1202-1208.

WIEDEMAN, M. P. 1957. *Effect of venous flow on frequency of venous vasomotion in the bat. wing.* Circulation Research 5: 641—644.

WIEDERHIELM, C. A. 1967. *Effects of temperature and transmural pressure on the contractile activity of vascular smooth muscle.* 4th Europ. Conf. Microcircul. Cambridge 1966. Bibl. Anat. 9.

N° 62. **R. Glatthaar** und **V. Ziswiler.**[1]. — Ontogenie und Histologie der Rachenzeichnungen bei Prachtfinken, Estrildidae. (Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zürich.

Alle Nestlinge der Prachtfinken, Estrildidae, sind charakterisiert durch auffällige Rachenzeichnungen, schwarze Muster auf hellem Grund, die in vielen Fällen gattungs- oder sogar artspezifisch sind (vergl. Steiner, 1955, 1960). Obwohl diese Rachenzeichnungen seit langem bekannt sind (Butler, 1898) und ihre Morphologie eingehend beschrieben wurde (Swynnerton, 1916) fehlen bisher Informationen über ihre Morphogenese und ihren Feinbau.

Wir versuchten deshalb Aufschluss über die ontogenetische Entstehung der Rachenmuster zu erhalten, die histologische Feinarchitektur der Muster aufzuklären, sowie allfällige sich aus diesen Befunden ergebende Evidenzen für die Taxonomie der Prachtfinken aufzuzeigen.

Tabelle 1

Übersicht über das Untersuchungsmaterial

Spezies	Anzahl Individuen	Davon histologisch bearbeitet	Grösse (Scheitel-Steiss-Länge)
Lonchura striata	44	32	10 bis 25 mm
Euodice cantans	2	2	ca. 25 mm
Erythrura trichroa	7	4	17 bis 21 mm

Methoden

Die Embryonen bzw. Nestlinge der verschiedenen Stadien wurden in 4 prozentigem Formalin fixiert; nach 24 Stunden wurde ihre Rachenzeichnung zeich-

[1] Forschungsprogramm des 2. Autors unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

nerisch oder photographisch festgehalten. Die für die histologische Behandlung vorgesehenen Tiere wurden während 4—7 Tagen in 0,1 m EDTA-Lösung entkalkt, später in BOUIN-Lösung nachfixiert, in Paraffin eingebettet, 7 μ dick geschnitten und mit Azan gefärbt.

Um eine allfällige enzymatische Aktivität nachzuweisen, wurden 12 Embryonen histochemisch untersucht. Dazu wurden 20 μ dicke Gefrierschnitte in

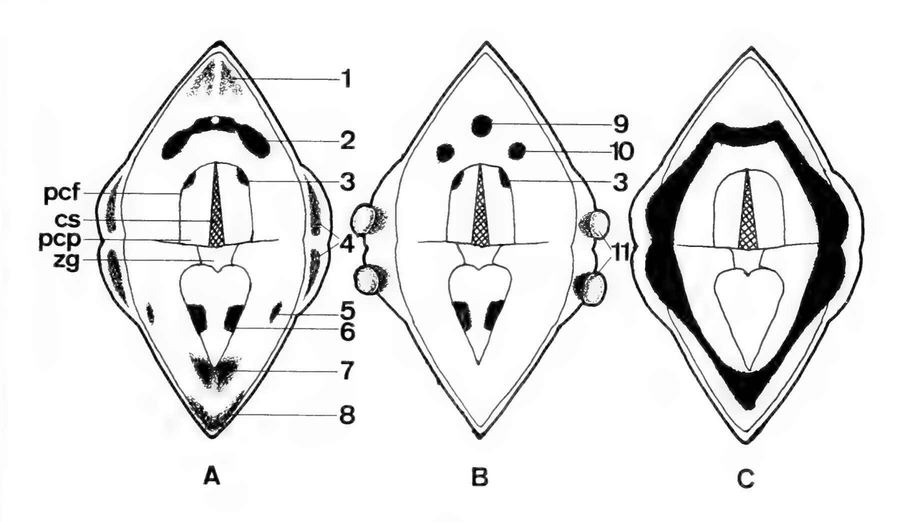


ABB. 1.

Rachenzeichnungen von A. *Lonchura striata*, B. *Erythrura trichroa*, C. *Euodice cantans*. 1. Oberschnabelspitzenfleck; 2. Hufeisen; 3. Mediolateraler Gaumenpunkt; 4. Flecken der Schnabelwülste; 5. Lateralfleck des Unterschnabels; 6. Zungenband; 7. Sublingualer Halbmond; 8. Unterschnabelspitzenfleck; 9. Medialer Gaumenpunkt; 10. Lateraler Gaumenpunkt; 11. Leuchtpapillen; cs Choanenspalte, pcf Parachoanalfalte, pcp Parachoanales Papillenfeld zg Zungenband.

lückenloser Serie hergestellt. Diese Schnitte wurden in DOPA-Lösung (nach BLOCH, 1917) während 2—3 Stunden bei 37° C inkubiert. Nach kurzem Waschen in HOLTFRETER-Lösung wurden die Schnitte in 4% igem Formalin fixiert, mit Kernechtrot oder Azokarmin gefärbt und in Eukitt eingeschlossen.

Ein Teil der Embryonen kam unzerteilt in DOPA-Lösung und wurde erst nachher fixiert, paraffiniert, geschnitten und gefärbt.

Ein dritter Teil der Embryonen wurde auf die Silberreaktion von MASSON getestet. Diese Schnitte wurden in einer 5% igen Lösung von $Ag(NH_3)_2NO_3$ 4 Stunden lang bei 37° C inkubiert. Als Kontrolle dienten Schnitte ohne DOPA- oder Masson-Inkubation, welche lediglich eine Gegenfärbung (Azan, Azokarmin oder Kernechtrot) erhielten.

Terminologie der Rachenzeichnungen

Für unsere Zwecke erwies es sich als nötig, die im wesentlichen von Steiner (1960) eingeführte Nomenklatur zu ergänzen (Abb. 1).

Die Ontongenese der Rachenzeichnungen

Lonchura striata

Abbildung 2 und Tabelle 2 geben 5 ontogenetische Entwicklungsstadien der Rachenzeichnung dieser Art wieder. Der grobmorphologische Vergleich lässt folgende Schlüsse zu:

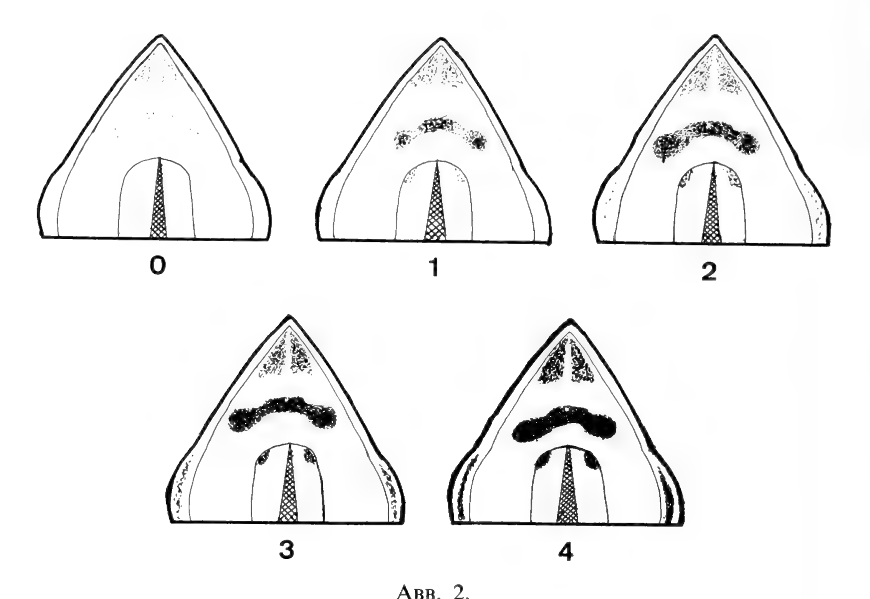


Abb. 2.
Lonchura striata. Stadien 0—4 der Rachenmuster-Ontogenie (vergl. Tab. 2).

1. Das Hufeisenmuster entsteht bei manchen Tieren aus einem Guss. Das Pigment tritt überall gleichzeitig auf. Bei anderen Tieren wird das Hufeisen vorerst in 3 Teilen, einem Mittelstück und 2 lateralen Schenkeln angelegt, die erst im Laufe der weiteren Entwicklung miteinander verschmelzen.
2. Die zeitliche Reihenfolge, in welcher die einzelnen Elemente der Rachenzeichnung auftreten, ist folgende: Oberschnabelspitzenfleck, Hufeisen, Zungenband, mediolateraler Gaumenpunkt, Lateralfleck des Unterschnabels, Schnabelwulstflecken.
3. Der Zeitpunkt, in welchem die Muster auftreten, variiert zwischen dem 8. und 10. Bruttag (16 und 18 mm Scheitel-Steisslänge, SSL).

TABELLE 2

Morphologische und histologische Charakterisierung der fünf Ausfärbungsstadien der Rachenzeichnung von Lonchura. *MZ = Melanozyten*

Grad	Äussere Morphologie	Histologie
0	Nichts oder (mit starker Binokularvergrösserung) höchstens einzelne MZ sichtbar. Form des Musters noch nicht erkennbar.	Keine oder sporadische, nur mit Masson-Färbung sicher identifizierbare MZ.
1	Farbintensität etwa 25% des Schlüpfreifen. Muster in Umrissen erkennbar, wenn auch einzelne Partien noch pigmentfrei sind.	Wenige, sporadische MZ; Abstände > 20 μ, sehr variabel.
2	MZ-Dichte und Farbintensität etwa 50% des Schlüpfreifen. Rachenmuster fest umrissen.	MZ werden zahlreicher, ihre Abstände regelmässiger, im Mittel 10—25 μ. Pigment stets nur einschichtig.
3	MZ-Dichte etwa 75%. Farbe dunkelbraun.	Pigment in 1 Zellschicht, mittl. Abstände 10—15 μ. Erste MZ im Bindegewebe.
4	Rachenzeichnung voll ausgefärbt, braun-schwarz.	Pigment 1-, bisweilen 2-schichtig. Abstände 10 μ. Oft MZ im Bindegewebe.

4. Der Umriss des Hufeisens variiert stark, er kann entweder einen einfachen gleichmässigen Bogen beschreiben, oder es kann im mediolateralen Bereich mehr oder weniger stark geknickt sein.

Erythrura trichroa

Hier liessen sich drei Stadien erfassen. Die Pigmentbildung setzt zuerst mediodistal, dann lateroproximal ein (Abb. 3).

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN OBERFLÄCHLICHEN BLUTGEFÄSSEN UND DER RACHENZEICHNUNG

Durch Festhalten der von aussen sichtbaren Blutgefässe und Rekonstruktion anhand von Querschnittserien durch den Gaumen wurde versucht festzustellen, ob ein Zusammenhang zwischen den Rachenzeichnungen und den peripheren Blutgefässen besteht. Ausser Kapillarnetzen in der Region der lateralen Schenkel des Hufeisens, bzw. der lateralen Gaumenpunkte (Abb. 4) scheint es keine derartigen Beziehungen zu geben.

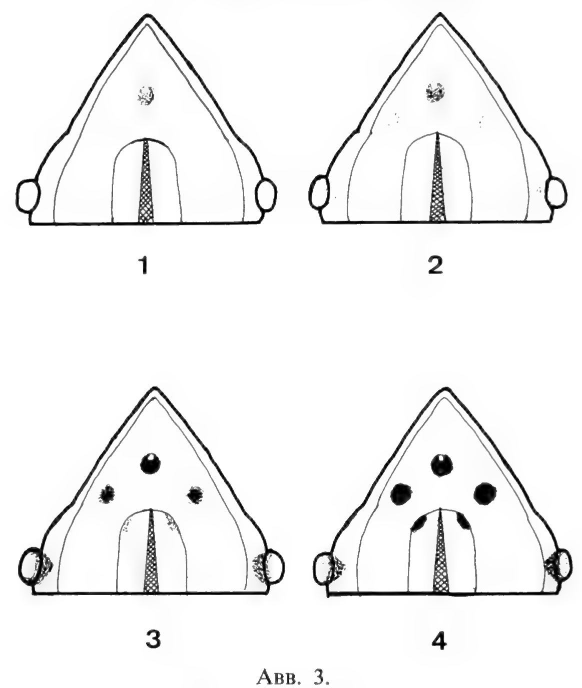


Abb. 3.
Erythrura trichroa. Stadien der Ontogenie des Rachenmusters.

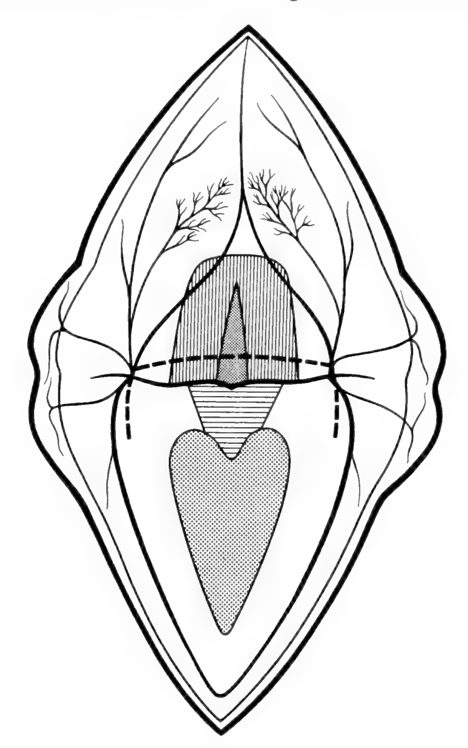


Abb. 4.
Lonchura striata. Blutgefässe der Mundhöhle. Ausgezogene Linien: periphere Gefässe mit Kapillarnetzen in der Zone des Hufeisens; unterbrochene Linien: grosse Transversalvene (horizontal verlaufend), V. *jugularis interna* (vertikal verlaufend).

Die Histologie der pigmentführenden Gewebe

Lonchura striata

Beim voll ausgebildeten Hufeisen eines 2 Tage alten Nestlings bilden die Melanozyten eine dichte, einschichtige Lage dicht unter der Mukosa. Die Melanozyten sind von dendritischer Form, und ihre Filopodien verlaufen parallel zur Epidermis. Sie sind stark ineinander verflochten. Die tiefere Cutis und das Bindegewebe sind abgesehen von sporadischen MZ pigmentfrei.

Die während der Ontogenese festgestellten Pigmentdichteunterschiede bestätigen sich auch histologisch. Bei wenig dichten Rachenflecken kommen Lücken zwischen den Pigmentzellen von 2—3 Zelldurchmessern vor. In der tieferen Cutis finden sich Melanozyten am ehesten in der Oberschnabelspitze, wo sie bis 20% der submukösen Melanozyten ausmachen können. Im übrigen Bindegewebe finden sich Melanozyten am ehesten im Bereich der Speicheldrüsen und ihrer Ausfuhrgänge.

Die Lamina propria mucosae sowie das darüber liegende Stratum epitheliale sind stets pigmentfrei. Weder wandern Melanozyten in diese ein, noch geben sie Melanin an dasselbe ab. Ebenso verhalten sich die Melanozyten in der Kopfhaut. Eine einzige Ausnahme machen die Melanozyten der äusseren Schnabelrhamphotheke. Hier wandern die Melanozyten nicht nur in die Epidermis ein, sondern sie geben auch Granula an diese ab.

In den Melanozyten des Mesoderms, wie auch in jenen des Rachenmusters finden sich vornehmlich eiförmige, durchschnittlich 1,5 μ lange Granula, neben einer geringeren Anzahl runder, 1 μ grosser Granula. Demgegenüber dominieren die runden Granula in der verhornten Epidermis des Schnabels.

Erythrura trichroa

Hinsichtlich Lage, Form und Histologie der Rachenzeichnung gilt für diese Spezies dasselbe was bereits für *Lonchura striata* dargelegt worden ist. Das Zungenband lässt sich histologisch ebenfalls nicht von den Gaumenstrukturen unterscheiden.

Was die Granulierung betrifft, so dominieren die eiförmigen Granula viel stärker als bei *Lonchura*.

An dieser Stelle stellt sich die Frage, ob die Cutis zwischen dem medialen und dem lateralen Gaumenpunkt, also dort, wo bei *Lonchura* Hufeisenpigment liegt, ebenfalls Pigment bilden kann, d.h. ob sie ev. Melanoblasten enthalte.

Der durchgeführte Masson-Test führte stets zu negativen Resultaten. Es liess sich kein Hinweis darauf finden, dass sich in dieser Region pigmentbildende Zellen befinden. Das cutane Gewebe unterscheidet sich in der Region zwischen

den einzelnen Gaumenpunkten weder in bezug auf die Zelldichte, noch auf die Form der Zellen vom umliegenden pigmentfreien Gewebe.

Euodice cantans

Das Rachenmuster von *Euodice cantans* zeigt überll eine gleichmässig starke Pigmentierung. Die subepidermiale Pigmentschicht scheint stets etwas dicker zu sein als bei *Lonchura* und *Erythrura*. Die einzelnen Melanozyten wirken ausgesprochen klumpig. Die tieferen Mesodermschichten sind stark mit Pigment angereichert, wobei sie eine besondere Affinität zu den Ausführgängen der Speicheldrüsen zeigen, die stets mit einer dichten Pigmentschicht umgeben sind.

Die Histogenese der Rachenflecke

Zu Beginn der Entstehung der Rachenzeichnung treten Melanozyten diffus über das ganze Areal der präsumptiven Rachenflecke auf. Sie lassen keine Besonderheiten wie Propigmentgranula oder dentritische Zellform erkennen.
Es fehlen auch klonale Assoziationen; das Rachenmuster nimmt gleichmässig an Pigment zu.

Es stellt sich die Frage, ob die Melanozyten zusätzlich ins cutane Bindegewebe kommen, oder ob sie die Stelle einnehmen, die andernorts gewöhnliche Cutiszellen innehaben, ob die Rachenzeichnungen also additiv oder substitutiv entstehen. Zellzählungen in und neben den Rachenflecken bei allen 5 Ontogenesestadien ergaben das statistisch gut gesicherte Resultat, dass die Zelldichte während allen Ontogenesestadien konstant bleibt, dass also die Rachenmuster substitutiv entstehen (Abb. 5). Die Melanoblasten müssen also bereits längere Zeit vor ihrer Ausdifferenzierung an ihrem Bestimmungsort angekommen sein. Es darf deshalb angenommen werden, dass die Rachenmuster nicht durch erhöhte Proliferation expandieren, und dass die Rachenzeichnungs-Ontogenie demnach in einem isometrisch wachsenden Zellverband stattfindet.

Die dicht pigmentierten Elemente der Rachenzeichnung (Hufeisen, Zungenband, mediolateraler Gaumenpunkt) besitzen während der gesamten Entwicklungsperiode einen Vorsprung in der Melanozytendichte vor den schwächer pigmentierten.

DOPA-Versuche

Ziel der DOPA-Versuche war es, zu erfahren, ob und wie weit die Melanoblasten vor der Pigmentbildung Tyrosinase- bzw. DOPA-Oxidase-Aktivität zeigen, und ob sie während dieser Wanderung aus der Neuralleiste überrascht werden können.

Die DOPA-Reaktion fiel an allen Individuen negativ aus. Bei ganzen, frisch aus dem Ei entnommenen Embryonen schlug sich das Melanin am ausgefransten

Stummel des Dottersack-Allantoisstieles, an den Extremitäten und gelegentlich an den Erythrozyten nieder. Dehnte man die Inkubation von 3 auf 12 Stunden aus, so erhielt auch die übrige Epidermis einen gleichmässigen Melaninbeschlag. Hingegen blieb der gesamte Rachen stets dopanegativ. Hühnerembryonen, die wir zur Kontrolle ebenso behandelten, verhielten sich völlig gleich.

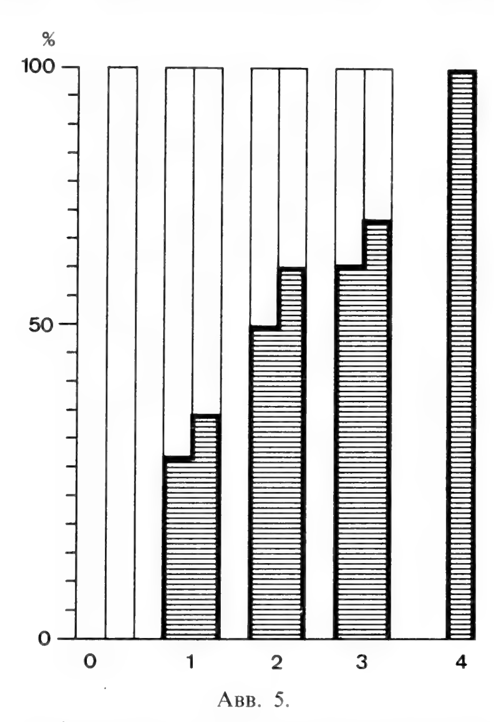


ABB. 5.

Lonchura striata. Relativer Anteil der Melanocyten an der Gesamtzahl submuköser Cutiszellen im Gebiet des Hufeisenmittelstückes. 0—4: Ausfärbungsstadien. Die linke Blockhälfte gibt die Auszählverhältnisse ohne Masson-Färbung, die rechte Blockhälfte mit Masson-Färbung wieder.

Ebenso verhielten sich die Gefrierschnitte des Gaumens, nicht nur vor, sondern auch während der Melaninbildung, obwohl die Versuchsbedingungen, wie sie BLOCH (1917) vorschreibt, genau eingehalten wurden.

Für den negativen Ausgang der DOPA-Versuche lässt sich keine Erklärung finden, nachdem an der Herkunft der Rachenzeichnungs-Melanoblasten aus der Neuralleiste kaum zu zweifeln ist. Ein direkter Beweis dafür könnte aber nur durch Exstirpation und Transplantation erbracht werden.

Die einzig mögliche, wenn auch unwahrscheinliche Interpretation unserer negativen Versuchsresultate wäre die, dass der Pimgentbildung in den Rachenzeichnungen der Prachtfinken eine grundsätzlich andere Struktur und Biosynthese

zukäme. Da alle bisher bekannten Melanine, gleichviel ob sie aus Brenzkatechin- oder aus Indolderivaten stammen, Oxydationsprodukte sind, deren Edukte der Einwirkung von mehr oder weniger unspezifischen Phenoloxydasen unterlagen (Mason, 1953, 1959), fällt diese Möglichkeit ausser Betracht. Im weiteren spricht die durchwegs positive Silberreaktion nach Masson für ein Melanin im herkömmlichen Sinn.

Diskussion

Im Gegensatz zur ornamentalen Vielfalt der Rachenmuster sind die einzelnen pigmentierten Areale histologisch recht einheitlich aufgebaut. Die hier untersuchten Hufeisen- und Fünfpunktemuster treten uns in ihrer Ontogenese in mehr oder weniger vollendeter Ausbildung entgegen. Bei einem Teil der *Lonchura*-Embryonen entsteht das Hufeisenmuster durch laterale Verschmelzung dreier pigmentierter Areale, die man allenfalls mit dem medialen und den lateralen Gaumenpunkten von *Erythrura* homologisieren könnte. Will man diesen ontogenetischen Ablauf als eine Rekapitulation phylogenetischer Verhältnisse betrachten, so lässt sich die Ansicht von Steiner (1960), der das Hufeisenmuster phylogenetisch vom Fünfpunktemuster ableitet, bedingt unterstützen.

Keinerlei Argumente finden sich jedoch für Steiner's (1960) Postulat, das Doppelhufeisen von *Euodice* vom einfachen Hufeisen bei *Lonchura* ableiten zu wollen, da sich die Histoarchitektur der Rachenzeichnung bei *Euodice* von jener der beiden anderen Arten unterscheidet. Bei *Euodice* ist nämlich die Zelldichte innerhalb der Rachenzeichnung signifikant grösser als im benachbarten pigmentfreien cutanen Bindegewebe, während bei *Lonchura* und *Erythrura* die Zelldichte im Bereich der Pigmentflecke sich von jener des umliegenden Gewebes nicht unterscheidet.

LITERATUR

Bloch, B. 1917. *Chemische Untersuchungen über das spezifische pigmentbildende Ferment der Haut, die DOPA-Oxidase.* Hoppe Seyler's Z. physiol. Chem. 98 226—254.

Butler, J. 1898. *On the ornamentation of the mouth in the young Gouldian Finch.* Avicult Mag. 5.

Mason, H. S. 1953. *The structure of Melanins.* In: *Pigment cell growth*, ed. M. Gordon N. York, Acad. Press, pp. 277—303.

— 1959. *Structure of Melanins.* In: *Pigment cell biology*, ed. M. Gordon, N. York Acad. Press, pp. 563—582.

Steiner, H. 1955. *Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters.* Acta XI Congr. Int. Ornithol. Basel 21, 12. 1955, pp. 350-355.

— 1960. *Klassifikation der Prachtfinken, Spermestidae, auf Grund der Rachenzeichnungen ihrer Nestlinge.* J. Ornithol. 101: 92—112.

Swynnerton, C. E. M. 1916. *Coloration of the mouths and eggs of birds.* Ibis 4: 264—294

No 63. **F. Römer.** — Paarungsselektion nach Körpergrösse bei *Chironomus plumosus* L. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

In einer früheren Arbeit (Klötzli, Römer und Rosin, 1971) ist gezeigt worden, dass die Grösse der Imagines von *Chironomus plumosus* im Verlaufe des Jahres infolge unterschiedlicher Entwicklungsbedingungen stark variiert. Weitere Messungen an periodisch eingefangenen Mücken haben ergeben, dass zudem auch im Verlaufe der Schwärmzeit eines einzelnen Abends sich die im Schwarm vorhandenen Weibchen in der Grösse beträchtlich unterscheiden können. In der vorliegenden Arbeit soll die während zwei abendlichen Schwärmzeiten erfasste Grössenvariation dargestellt und im Zusammenhang mit der Frage der Paarungsselektion beim Schwärmen diskutiert werden. Dabei können auch frühere Befunde miteinbezogen werden.

Herrn Prof. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern, sei herzlich gedankt für seine Anteilnahme und für seine Hilfe bei der statistischen Auswertung des Zahlenmaterials.

Material und Methode

Die Mücken sind alle auf dem schon früher beschriebenen Beobachtungsfeld am Wohlensee bei Bern über der für akustische Versuche aufgestellten Apparatur eingefangen worden (Römer, 1970 *a*, S. 604 und Römer, 1970 *b*, S. 945). Als Mass für die Körpergrösse dient die Länge eines Flügelabschnittes, wie sie bei Klötzli, Römer und Rosin, 1971, S. 589 definiert ist. Als Mass für die Schwarmgrösse dient die Zahl der durch vorgespielte Töne angelockten Männchen (Römer, 1970 *b*, S. 944 und S. 949 *ff.*). Daraus und aus den durch Netzfänge ermittelten Anteilen der Geschlechter ist die entsprechende Zahl der Weibchen berechnet worden (Tab. 1: N♀ = N♂. Anteil♀/Anteil♂). Zu dieser Zahl der Weibchen sind mit Hilfe der Tabellen in Dokumenta Geigy (1960) die Vertrauensgrenzen bestimmt worden (Tab. 1: N♀u bzw N♀o), indem die unteren bzw oberen Vertrauensgrenzen der Geschlechteranteile in die Formel eingefügt worden sind.

Tabelle 1

Zahlenmaterial zu Abb. 1

Datum/ MEZ	Netzfänge zur Ermittlung des Geschlechterverhältnisses				L [1])	Berechnete Zahl der ♀			Weibchengrösse		
	N♂	N ♀	Total	Anteil ♀ in %	N♂	N♀	N♀u	N♀o	N♀	$\bar{x} \pm$	$s_{\bar{x}}$
14.7.69											
19.58	0	251	251	100.00	0				50	86.24	0.45
20.08	0	234	234	100.00	0				50	87.20	0.46
20.18	1	174	175	99.42	216	37 000	6 600	2,16.10^3	50	87.12	0.50
20.28	78	173	251	68.92	344	760	560	1 200	50	87.04	0.56
20.38	152	48	200	24.00	549	170	120	240	42	85.98	0.55
20.48	41	243	284	85.56	29	170	110	320	50	85.64	0.47
20.58	0	201	201	100.00	0				50	85.72	0.62
21.08	1	181	182	99.45	0				50	86.32	0.40
								Total:	392	86.42	0.18
3.8.69											
19.35	0	208	208	100.00	0				52	80.23	0.45
19.45	0	277	277	100.00	0				50	82.08	0.52
19.55	6	319	325	98.15	10	530	290		50	80.02	0.40
20.05	119	144	263	54.75	59	71	49	97	50	78.58	0.46
20.15	183	22	205	10.73	91	11	6	18	22	77.32	1.12
20.25	226	10	236	4.23	64	3	1	6	10	73.80	1.44
20.35	45	83	128	64.84	41	76	50	110	50	78.84	0.60
20.45	1	168	169	99.40	0				50	79.96	0.50
								Total:	334	79.60	0.22

[1] Durch vorgespielte Locktöne erfasste Männchen.

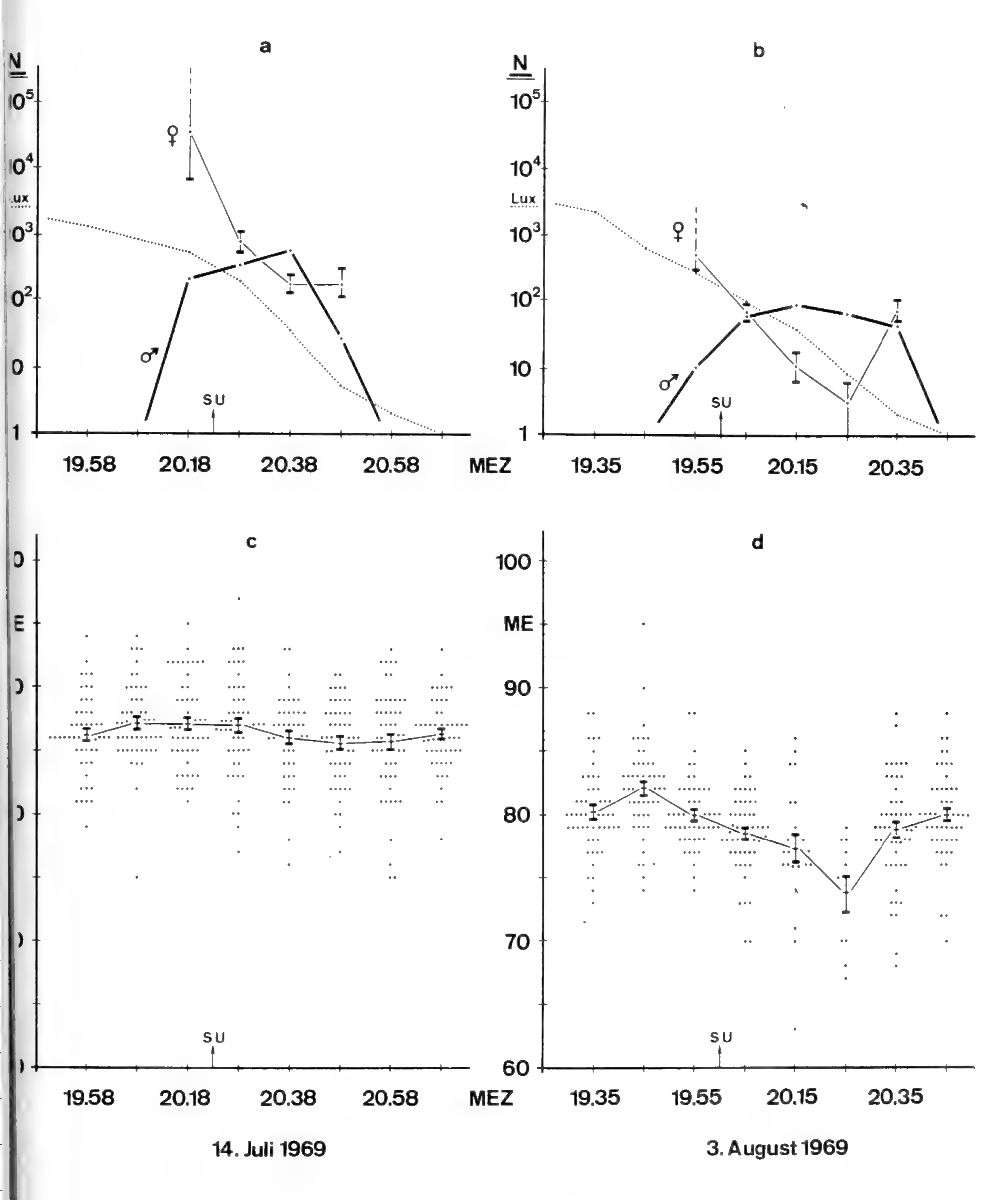


ABB. 1.

Häufigkeit beider Geschlechter und Grösse der Weibchen im Verlaufe zweier abendlicher Schwärmzeiten (Vergl. Tab. 1). — SU: Sonnenuntergang. — *a)* und *b)* Ordinate: Lichtintensität in Lux und Schwarmgrösse. Dicke Linie: Häufigkeit der Männchen. — Dünne Linie: Aus dem Geschlechterverhältnis berechnete, entsprechende Häufigkeit der Weibchen und deren 95% — Vertrauensgrenzen. — Punktierte Linie: Lichtintensität. — *c)* und *d)* Flügellängen der einzelnen Weibchen mit Mittelwerten und standard error.

Beziehung zwischen Weibchengrösse und Geschlechterverhältnis im Schwarm

Am 14. Juli und am 3. August 1969 waren die Weibchen relativ häufig. An diesen beiden Tagen ist das Schwärmen, vom Auftauchen der ersten Mücken an bis zum Wiederverschwinden der letzten, lückenlos verfolgt worden. Die Beziehung zwischen der Grösse von periodisch aus dem Schwarm herausgefangenen Weibchen und dem entsprechenden Geschlechterverhältnis im Schwarm soll nun studiert werden (Tab. 1 und Abb. 1).

Nicht jederzeit liegen die Bedingungen für eine solche Untersuchung so günstig: Regelmässige Netzfänge an 31 Tagen und Beobachtungen an 56 Tagen im Verlaufe der Schwarmsaison vom Mai bis Oktober während vier Jahren lassen vermuten, dass die Häufigkeit der beiden Geschlechter je nach Jahreszeit variiert. Vom Mai bis anfangs Juni scheinen dabei die Männchen zu überwiegen (Römer, 1970 *b*, Abb. 4). Im Frühsommer sind vor der Schwärmzeit der Männchen und weniger ausgeprägt oft auch nachher sehr grosse Weibchenschwärme festzustellen (Römer und Rosin, 1969 und Römer, 1970 *a*). Im späteren Sommer sind die Weibchen dann wiederum weniger häufig, und im Herbst kommen keine reinen Weibchenschwärme mehr vor.

Im gemischten Schwarm sind immer zahlreiche Kopulationen zu sehen, und die Weibchen fliegen aus dem Schwarm weg, sobald sie eine erfolgreiche Paarung hinter sich haben.

Zwei Umstände ermöglichen es, nachzuprüfen, ob die Männchen bei der Paarung Weibchen mit bestimmter Körpergrösse bevorzugen:

a) An den beiden erwähnten Tagen begann die Schwärmzeit der Weibchen früher und endete später als die der Männchen.

b) Infolge der relativ grossen Häufigkeit der Weibchen blieben auch während der Schwärmzeit der Männchen noch ungepaarte Weibchen übrig und konnten eingefangen werden.

14. Juli 1969: Um 19.03 Uhr tauchen die ersten zwei Mücken auf, zwei Weibchen. Bis um 19.48 Uhr wächst langsam ein Schwarm von etwa 100 Weibchen heran. Damit das Schwärmen nicht beeinträchtigt wird, werden zu dieser Zeit noch keine Netzfänge gemacht. Nach 19.48 Uhr nimmt die Zahl der Weibchen stärker zu. Um 19.58 Uhr erfolgt der erste Netzfang aus einem Schwarm von mehreren hundert Tieren. Um 20.08 Uhr sind es schätzungsweise schon mehrere tausend, aber noch immer sind keine Männchen feststellbar (Abb. 1 *a*). Erst um 20.18 Uhr können die ersten Männchen registriert werden. Innerhalb der vorangehenden zehn Minuten müssen also sehr viele Männchen dazugestossen sein. Die 216 gezählten Aufprälle lassen vermuten, dass jetzt weit über tausend Männchen schwärmen (Römer, 1970 *b*, S. 946). Es können jetzt auch sehr viele Kopulationen festgestellt werden. Von 20.18 Uhr bis um 20.38 nimmt die Zahl der

Männchen weiter zu, die Zahl der Weibchen im Schwarm nimmt dagegen stark ab. Nach 20.38 Uhr verringert sich die Zahl der Männchen wieder, während diejenige der Weibchen bis um 20.48 Uhr etwa gleich bleibt. Um 20.58 Uhr sind praktisch alle Männchen verschwunden, doch können noch viele Weibchen eingefangen werden. 20 Minuten später, um 21.18 Uhr, sind schliesslich auch alle Weibchen verschwunden. Die Darstellung der mittleren Weibchengrösse zeigt von 19.58 Uhr bis um 21.08 Uhr einen leicht wellenförmigen Kurvenverlauf, wobei die zuerst und die zuletzt eingefangenen Tiere etwa gleich gross sind. Etwa 10 Minuten, nachdem der Männchenschwarm seine maximale Grösse erreicht hat, sind die Weibchen am kleinsten. Die erwähnten Grössenunterschiede sind allerdings gering und statistisch nicht gesichert, zeigen aber den gleichen Verlauf, wie im folgenden Beispiel.

3. August 1969: Um 19.00 Uhr sind die ersten Weibchen zu beobachten. 20 Minuten später können etwa 40 über der optischen Marke gezählt werden, und um 19.35 Uhr werden die ersten aus einem Schwarm von schätzungsweise 300 Tieren herausgefangen. Zehn Minuten später ist der Weibchenschwarm trotz des relativ massiven Netzfanges (Tab. 1) etwas grösser, doch erreicht er lange nicht das Ausmass desjenigen vom 14. Juli. Um 19.55 Uhr haben sich nun auch Männchen in den Schwarm gemischt, und es können wiederum Kopulationen beobachtet werden. 20 Minuten später sind die Männchen am zahlreichsten; sie bleiben weitere 20 Minuten etwa gleich häufig und verschwinden dann in den folgenden 10 Minuten vollständig. Die Häufigkeit der Weibchen zeigt in der gleichen Zeit eine gegensinnige Veränderung: Mit der Zunahme der Männchen nimmt ihre Zahl ab, erreicht ein Minimum kurz nachdem die Männchen am zahlreichsten schwärmen und nimmt dann nochmals beträchtlich zu. Erst 10 Minuten nachdem schon keine Männchen mehr registriert werden können, sind auch alle Weibchen verschwunden. Diesem eigenartigen, zweigipfligen Verlauf der Häufigkeitskurve der Weibchen (Abb. 2) entspricht nun aber in auffallender Weise der Verlauf ihrer mittleren Grösse. Mit dem Anwachsen der Weibchenzahl nimmt auch deren Grösse zu, und mit der Abnahme der Weibchenzahl nimmt die mittlere Grösse der aus dem Schwarm herausgefangenen und gemessenen Tiere ständig ab. Wenn die Weibchen nur noch in geringer Zahl vorhanden sind, sind sie auch am kleinsten und mit der zweiten Zunahme der Weibchenzahl nimmt auch die Durchschnittsgrösse wieder zu. Der wellenförmige Kurvenverlauf der Grösse ist hier nun so ausgeprägt, dass er statistisch gut gesichert ist.

Zum Vergleich der hier vorgelegten Befunde beider Tage sei noch auf folgende Unterschiede hingewiesen:

1. Am 3. August erreicht die relative Häufigkeit der Weibchen während der Schwärmzeit der Männchen ein wesentlich tieferes Minimum als am 14. Juli. Auf die

unterschiedliche Häufigkeit der Weibchen im Verlaufe des Jahres ist schon oben hingewiesen worden.

2. Am 3. August waren die Weibchen während der ganzen Schwärmperiode bedeutend kleiner als am 14. Juli (Abb. 1 *c/d* und Tab. 1). Dieses unterschiedliche Grössenniveau lässt sich auf die unterschiedlichen Entwicklungsbedingungen während der Larvenzeit zurückführen. Bei den im Juli schwärmenden Mücken handelt es sich noch um solche, deren Larven überwintert haben; von Ende Juli bis anfangs August, einer Übergangszeit, kommen aber die ersten Tiere der wesentlich kleineren Sommergeneration dazu (Klötzli, Römer und Rosin, 1971; Abb. 3).

3. Am 3. August schwärmten die Mücken früher, jedoch bei geringerer Helligkeit als am 14. Juli (Abb. 1 *a* und *b*). Diese Unterschiede sind auf den Einfluss von Licht und Temperatur während der späteren Larvalzeit und während der Schwärmzeit zurückzuführen (Römer und Rosin, 1971). Einerseits wirkt sich der verfrühte Sonnenuntergang aus. Die an der Helligkeit gemessene Verspätung des Schwärmens kann andererseits der Tatsache zugeschrieben werden, dass diese Mücken das Vorpuppen- und das Puppenstadium bei höherer Wassertemperatur durchlaufen haben als diejenigen vom 14. Juli (Ibid. Tab. 1). Bei den extrem kleinen Weibchen, die am 3. August erst bei vorgerückter Dämmerung dazugestossen sein müssen (Abb. 1 *d*), könnte es sich um Tiere handeln, die sich in seichten Regionen bei höherer Wassertemperatur entwickelt haben. Falls während der letzten Entwicklungszeit solche Bedingungen geherrscht haben, könnte, infolge grösserer Lichtempfindlichkeit des Komplexauges, der Beginn der Schwärmzeit zu relativ geringerer Helligkeit hin verschoben sein (Ibid. S. 861-864).

Da sich in der Hauptperiode der abendlichen Schwärmzeit die Häufigkeiten der Männchen und Weibchen spiegelbildlich verändern, verschiebt sich das Geschlechterverhältnis zu dieser Zeit sehr stark. In beiden Beobachtungsfällen kommt es zu einem zeitweiligen Männchenüberschuss: am 14. Juli ist er nicht gross, am 3. August aber sehr ausgeprägt. Die mittlere Grösse der Weibchen verändert sich im gleichen Sinne wie das Geschlechterverhältnis. Auch diese Veränderung ist am 14. Juli gering, am 3. August aber beträchtlich. Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass eine Paarungsselektion nach Grösse die Ursache der Grössenvariation bei den weiblichen Schwarmmücken sein könnte.

Grössenselektion bei der Paarung

Um zu prüfen, ob bei der Paarung eine Selektion nach Grösse stattfinde, haben wir an sieben weiteren Tagen kopulierende sowie freifliegende Weibchen abwechslungsweise eingefangen. Das geschah immer bevor die Zahl der Männchen ihr Maximum erreichte und wenn der Anteil der Weibchen am Schwarm noch mindestens 10% betrug. Wie Tab. 2 zeigt, sind die gepaarten Weibchen im Mittel stets etwas grösser als die frei im Schwarm fliegenden; die Unterschiede sind aber bei der Kleinheit dieser Stichproben meist nicht signifikant und nur in zwei Fällen statistisch schwach gesichert. Kombiniert man aber die P — Werte

TABELLE 2

Flügelgrössen freifliegender und kopulierender Weibchen von sieben verschiedenen Fangtagen

Datum	Fangzeit (MEZ)	Kopulierende ♀		P (t-Test)	Freifliegende ♀	
		N♀	$\bar{x}$		N♀	$\bar{x}$
29. 8.69	18.02—18.42	10	79.70	58 %	10	79.00
1.10.69	16.20—17.10	12	81.58	19 %	17	79.65
2.10.69	16.39—17.19	12	82.50	3.7%	10	79.10
3.10.69	17.07—17.27	9	84.66	26 %	8	83.00
9.10.69	16.55—17.25	15	81.27	42 %	25	79.99
19. 5.70	18.08—18.28	6	90.83	10.5%	9	87.66
26. 8.70	18.52—19.12	29	84.31	1.8%	31	82.03
t-Test gepoolt: P = 1.5%						

dieser gleichsinnigen Unterschiede (FISHER, 1963, S. 99 *ff.*), so ist der Unterschied gesamthaft gut gesichert.

DISKUSSION

Unter Einbezug früherer Befunde sollen nun erstens die wechselnde Häufigkeit und zweitens die Grössenvariation der Weibchen im Schwarm interpretiert werden.

1. Die beiden Geschlechter schwärmen etwa zur gleichen Zeit. Die (in ihrer Zahl überwiegenden) Weibchen sind jedoch in einem breiteren Helligkeitsbereich aktiv als die Männchen (Abb. 2). Die Häufigkeitsverteilung zeigt für letztere ein einziges Maximum. Für die Weibchen gibt es aber deren zwei, wobei das dazwischen liegende Minimum mit der Hauptschwärmzeit der Männchen zusammenfällt. Dieses merkwürdige Weibchenminimum kann wie folgt erklärt werden: Die Weibchen fliegen nach erfolgreicher Paarung aus dem Schwarm weg (RÖMER, 1970 *b*, S. 953), nicht aber die Männchen. Dadurch nimmt die Zahl der Weibchen umso mehr ab, je mehr Männchen schwärmen und kopulieren. Offenbar ist aber ein gewisser Zustrom von Weibchen über längere Zeit hin vorhanden, der den

Abgang kopulierter Weibchen zuerst nur teilweise, dann vollständig kompensiert. Später, mit dem sukzessiven Verschwinden der Männchen, überwiegt er wegen Mangel an Männchen mehr und mehr, sodass es noch vor dem Ende der Schwärmzeit für die Weibchenzahl zu einem zweiten Maximum kommt.

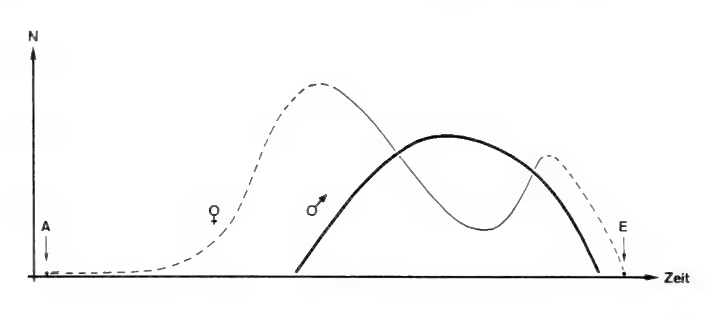


ABB. 2.

Schematische Darstellung der Häufigkeiten beider Geschlechter im Schwarm (nach Abb. 1 *b*, ergänzt). — Ordinate: Zahl der schwärmenden Mücken. — *A)* Erste Weibchen. *E)* Alle Weibchen verschwunden. Gestrichelte Linie: Gemäss Beobachtungen vom 3. August ergänzte Häufigkeit der Weibchen.

2. Warum aber variiert im Verlaufe der Schwärmzeit auch die mittlere Grösse der Weibchen (Abb. 1 *c* und *d*) ? — Bei der Paarung werden grosse Weibchen den kleinen vorgezogen (Tab. 2). Im Kopulationsschwarm findet also eine Selektion zugunsten der grossen Weibchen statt, sodass die mittlere Grösse der noch vorhandenen abnimmt. (Diese Abnahme wurde am 3. August dadurch verstärkt, dass noch extrem kleine Tiere erst bei geringerer Helligkeit dazustiessen.) Weil aber die Männchen den Schwarm eher verlassen, sind die immer noch dazustossenden Weibchen der Selektion je länger je weniger ausgesetzt und ihre mittlere Grösse nimmt daher gegen Ende der Schwärmzeit wieder zu. Während der Hauptschwärmzeit der Männchen entsteht so ein Minimum für die mittlere Weibchengrösse.

Die zuletzt vorhandenen Weibchen sind gleich gross wie die zuerst beim Schwarmplatz eintreffenden. Man kann sich vorstellen, dass es sich bei diesen grösstenteils um einen nicht zur Kopulation gelangten Rest handelt, der von der vorangehenden Schwärmzeit des Morgens oder des Vortags übriggeblieben ist, und zum zweiten Mal schwärmt. Dazu könnten, wenn es dunkler wird, frisch geschlüpfte Weibchen dazustossen, sodass die mittlere Grösse zuerst wieder ansteigen kann, bevor die ersten Männchen erscheinen und die Selektion nach Grösse beginnt.

Für diese Annahme sprechen auch frühere Befunde, wonach es sich bei den zuerst beim Schwarmplatz eintreffenden Weibchen zu einem grossen Teil um alte handelt (RÖMER, 1970 *b*, S. 955). Die bisherige Altersbestimmung (RÖMER, 1970 *a*, S. 610 *ff.*) ist

jedoch zu grob, um nachzuprüfen, ob die Weibchen vom ersten Netzfang älter sind als die später dazugekommenen.

Aus welchen Gründen werden aber grosse Weibchen bevorzugt? — Nach den bisherigen Befunden ist anzunehmen, dass die Männchen die Weibchen akustisch aufspüren können, wenn der weibliche Flugton (Römer, 1970 *b*, S. 946 *ff.*) mit derjenigen Tonhöhe übereinstimmt, welche für Männchen attraktiv ist. Es hat sich aber ergeben, dass diese Bedingung beim Schwärmen nicht ohne Einschränkung erfüllt ist. Der Flugton schwärmender Weibchen liegt nämlich im Mittel etwa einen Ganztonschritt (um 20 Hertz) über der mittleren Tonhöhe, mit welcher gleichzeitig schwärmende Männchen angelockt werden können (Ibid. S. 950 und Römer, 1970 *a* S. 613). Andererseits kann angenommen werden, dass der Tonhöhebereich mit Lockwirkung für das einzelne Männchen relativ eng ist (Römer, 1970 *b*, S. 946); es besteht also zwischen diesen beiden Tonhöhen eine Diskrepanz.

Der Grund dafür, dass Weibchen mit grossen Flügeln bei der Kopulation bevorzugt werden, könnte nun in der Tatsache liegen, dass die Weibchen einen umso tieferen Flugton haben, je länger ihre Flügel sind. Der Flugton grosser Weibchen stimmt also besser mit der Tonhöhe überein, welche Männchen anlockt. Eine Zunahme der Flügellänge um 10% (0,6 mm) hat eine durchschnittliche Abnahme der Flugtonhöhe um bloss 6 Hertz zur Folge (Römer, 1970 *a*, S. 612; der Einfluss der Flügellänge auf die Flugfrequenz hat sich allerdings statistisch als nicht gesichert erwiesen). Offenbar wirken sich aber schon kleine Differenzen in der Flugtonhöhe auf den Kopulationserfolg aus: Alte Weibchen, deren Flugton im Mittel nur 11 Hertz tiefer ist als derjenige junger Weibchen, werden nämlich zur Kopulation bevorzugt, wohl deshalb, weil ihre Flugtonhöhe ebenfalls besser mit der Tonhöhe übereinstimmt, welche Männchen anlockt (Römer, 1970 *b*, S. 953 *ff.* und Römer, 1970 *a*, S. 610 *ff.*).

Um die Unterschiede der Grössenvariation an den beiden Tagen erklären zu können (Abb. 1 *c* und *d*), liegen zu wenig Unterlagen vor. Möglicherweise wirkt sich der Umstand aus, dass die Weibchen am 14. Juli überwogen, sodass der relativ kleinere Teil der Weibchen, welcher zur Paarung kam, die mittlere Grösse des Restes der noch unbefruchteten nicht stark beeinflussen konnte.

Diese Befunde weisen darauf hin, dass die Flügellänge bei der Paarung offenbar aus akustischen Gründen eine Rolle spielt. Trotzdem ist sie wohl relativ wenig bedeutsam. Vermutlich kommen auch kleinflügelige Weibchen schliesslich zur Paarung, wenn sie älter geworden sind und daher einen tieferen Flugton erzeugen.

Zusammenfassung

Im Verlaufe der abendlichen Schwärmzeit von *Chironomus plumosus* variieren die Häufigkeiten beider Geschlechter, das Geschlechterverhältnis, sowie die mittlere Körpergrösse der Weibchen:

Die Häufigkeitsverteilung zeigt für die Männchen ein einziges Maximum. Für die Weibchen gibt es aber deren zwei, wobei das dazwischen liegende Minimum mit der Hauptschwärmzeit der Männchen zusammenfällt. Dies wird damit erklärt, dass bei andauerndem Zustrom die Weibchen nach erfolgreicher Kopulation aus dem Schwarm wegfliegen, die Männchen aber nicht.

Die mittlere Grösse der im Schwarm vorhandenen Weibchen sinkt auf ein Minimum, wenn das Geschlechterverhältnis am meisten zugunsten der Männchen verschoben ist. Dieses Phänomen kann durch Paarungsselektion nach Grösse erklärt werden. Netzfänge haben dies bestätigt: Gepaarte Weibchen sind im Mittel etwas grösser als frei im Schwarm fliegende.

Die Bedeutung des Flugtons der Weibchen für diese Paarungsselektion wird diskutiert.

Résumé

Au cours de la période vespérale de vol en essaim de *Chironomus plumosus*, la fréquence des deux sexes, le rapport numérique entre les sexes ainsi que la dimension moyenne des femelles varient.

La distribution de fréquences ne présente qu'un seul maximum pour les mâles, tandis que pour les femelles, il y en a deux, le minimum intermédiaire coïncidant avec la période du vol principal des mâles. Cela s'explique par le fait qu'en période d'afflux permanent, les femelles quittent l'essaim une fois la copulation effectuée, ce qui n'est pas le cas pour les mâles.

La dimension moyenne des femelles présentes dans l'essaim se réduit à un minimum lorsque le rapport entre les sexes atteint son apogée en faveur des mâles. Ce phénomène peut s'expliquer par un accouplement sélectif basé sur la grandeur. Des captures au filet l'ont confirmé: les femelles qui s'accouplent sont en moyenne un peu plus grandes que celles qui volent librement en essaim.

La signification du son produit par le vol de la femelle pour cet accouplement sélectif est discutée.

Summary

In the course of an evening's swarming period of *Chironomus plumosus* we observed that the numbers of male and female specimens in a swarm change along with the ratio of sexes, and that the females vary in average size.

Examining the distribution of their respective presence in the swarm, we established one period of maximum occurrence in males, but two such periods in females. The period of minimum female presence is between the two maxima and coincides with the maximum occurrence of swarming males. This we explain through the fact that with their influx continuing, females having successfully mated will leave the swarm, whereas males stay on.

The average size of females in the swarm is reduced to a minimum whenever there exists a maximum ratio in favor of the males. This phenomenon we demonstrate, is due to selective mating with size being the decisive factor: copulating females are on the average somewhat larger than those swarming freely.

The significance of the flight tone with respect to preferential mating is discussed.

LITERATUR

Dokumenta Geigy. 1960. *Wissenschaftliche Tabellen*, 6. Auflage. J. R. Geigy AG, Basel.

Fisher, R. A. 1963. *Statistical Methods for Research Workers.* 13th Edition. Oliver and Boyd Ltd., Edinburgh.

Klötzli, A. M., F. Römer und S. Rosin. 1971. *Jahreszeitliche Grössenvariation bei Chironomus plumosus* L. Revue suisse Zool. 78: 587—603.

Römer, F. 1970 *a. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von Chironomus plumosus* L. Revue suisse Zool. 77: 603—616.

— 1970 *b. Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von Chironomus plumosus L. beim Schwärmen.* Revue suisse Zool. 77: 942—959.

— und S. Rosin. 1969. *Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Revue suisse Zool. 76: 734—740.

— und S. Rosin. 1971. *Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schwärmzeit von Chironomus plumosus* L. Revue suisse Zool. 78: 851-867.

No 64. H. J. Blankenhorn, H. Heusser und P. Vogel. — Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta* — Komplex in der Schweiz.[1] (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle)

In Mitteleuropa sind 3 Grünfroschtypen der Gattung *Rana* bekannt, deren Taxonomie umstritten ist: *esculenta* LINNAEUS, 1758 (Wasserfrosch), *ridibunda* PALLAS, 1771 (Seefrosch) und *lessonae* CAMERANO, 1882. KARAMAN (1948) taxiert sie als 3 Arten, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* und *R. lessonae*, KAURI (1959) als 3 Varianten einer Art *R. esculenta*, während MERTENS und WERMUTH (1960) *R. ridibunda* und *R. esculenta* als Arten anerkennen, den Typ lessonae aber als Synonym von *R. esculenta* behandeln; vgl. GÜNTHER (1970).

Besonderes Gewicht scheinen uns die Untersuchungen und Schlussfolgerungen von BERGER (1964—70) zu haben; er betrachtet *R. ridibunda* und *R. lessonae* als Arten, den Typ *esculenta* aber als deren Hybriden. — BERGER hat die biometrisch definierten Typen *ridibunda*, *lessonae* und *esculenta* bei Poznań, Polen sympatrisch gefunden und ausserdem in Kreuzungsexperimenten nachgewiesen, dass die Typen *ridibunda* und *lessonae* inter se gekreuzt ausschliesslich ihren Typ reproduzieren, dass dagegen der Typ *esculenta* inter se gekreuzt in der Regel Nachkommen hat, die als Larven sterben. Nur 1 von 35 *esculenta* — Paaren hatte Nachkommen, die die Metamorphose erreichten; davon waren 2 vom *esculenta* Phänotyp und 28 vom *ridibunda* Phänotyp, ausschliesslich ♀♀, von denen keines Eier legte. Der Phänotyp *esculenta* entsteht aus den Kreuzungen *ridibunda* × *lessonae* und *esculenta* × *lessonae* und gleicht dem im Feld gefangenen *esculenta* Typ. Aus Kreuzungen zwischen *ridibunda* und *esculenta* entstehen *ridibunda* Phänotypen.

Da *R. esculenta* als einziger auf der Alpennordseite der Schweiz vorkommender Grünfroschtyp galt, führten wir die folgenden Untersuchungen im Kanton Zürich durch, um zu entscheiden, ob sich die Ergebnisse BERGERS für unser Gebiet bestätigen oder widerlegen lassen.

MATERIAL UND METHODEN

a. FANGORTE

ridibunda: Für biometrische Analyse und Kreuzungen: Kiesgrube bei Weiningen (Koordinaten nach der Landeskarte der Schweiz: 674.250/251.600),

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Kredit Nr. 3.256.69, H. Heusser, Forch-Zürich).

10 km nordwestlich von Zürich, 402 m.ü.M. Seit 1967 unter Beobachtung stehende, im Sommer 1971 ca. 300 adulte Frösche enthaltende Population.

esculenta: Für biometrische Analyse: Kiesgrube bei Gossau ZH (699.500/ 240.900), 17 km ostsüdöstlich von Zürich, 500 m.ü.M.; für Kreuzungen: Gossau und der 1,2 km östlich davon liegende Biotop "Seewadel".

lessonae: Für biometrische Analyse: Grossee bei Andelfingen (694.200/ 273.600), 28 km nordöstlich von Zürich, 385 m.ü.M.; für Kreuzungen: Gossau und Seewadel.

b. Berücksichtigte Merkmale

Alle Messungen an adulten Fröschen nahmen wir am lebenden Tier im Feld vor. Wir berücksichtigten die Körperlänge (Mundspitze bis dorsaler Kloaken-

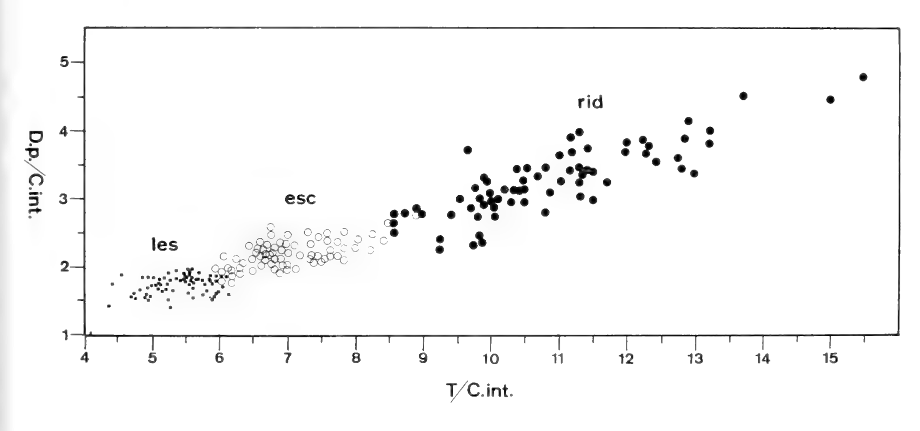


Abb. 1.

Indices Tibia/Callus internus (Abszisse) und Digitus primus/Callus internus (Ordinate) von Stichproben zu 70 Tieren der Typen *lessonae* (les), *esculenta* (esc) und *ridibunda* (rid); Adulte Tiere aus dem Feld.

rand), die Tibialänge (T.), die Länge des Digitus primus (D.p.) und die Länge des Callus internus (C.int.). Die beiden letzten Masse liessen sich auf 1/10 mm genau nehmen.

Die Einteilung in die 3 Typen erfolgte nach den Kriterien von Berger (1970) für die Indices D.p./C. int. und T./C. int. Individuen, die sich nach diesen Indices noch nicht eindeutig zuordnen liessen, beurteilten wir nach weiteren Merkmalen wie Körperlänge, Kopfform, Farbe und Iriszeichnung.

Für die Auswertung vereinigten wir je 70 zufällig ausgewählte Individuen pro Typ zu einer Stichprobe (Abb. 1). Statistisch behandelt wurde der mit der grössten Messgenauigkeit feststellbare Index D.p./C. int.

c. Kreuzungsversuche

Für die Kreuzungsversuche verwendeten wir ausschliesslich im Feld gefangene Paare, deren Typenzugehörigkeit sich eindeutig bestimmen liess. Die Kaulquappen aller Kreuzungen zogen wir auf 3 verschiedene Arten auf: A) 20 Kaulquappen pro Kreuzung einzeln in 2 dl Joghurtbechern (vgl. Aebli, 1966), B) 20 Kaulquappen pro Kreuzung zusammen in Plastikgefässen zu 10 l, C) die übrigen Kaulquappen gleicher Kreuzungskombinationen vereinigt in einem grossen Planschbecken im Freien. Die Aufzuchten A und B erfolgten im gleichen Innenraum (Temperatur nicht konstant gehalten); diese Kaulquappen erhielten ausschliesslich Brennessel-pulver-Pudding als Futter (100 g Folium urticae pulv. alc., 10 g Agar, mit Wasser angerührt ad 1 l, gekocht, vgl. Hodler, 1958), die Kaulquappen der Aufzucht C erhielten zusätzlich noch Teigwaren und Brot.

An den frisch metamorphosierten Fröschen (Schwanzstummel < 1 mm) wurden unter dem Messbinokular Körperlänge, Tibia, D.p. und C. int. auf 1/10 mm genau gemessen. Die Stichproben umfassen 50 Jungfrösche pro Typ.

d. Aufzucht von Laichproben aus dem Feld

Dem Laichplatz der Mischpopulation *esculenta/lessonae* bei Gossau entnahmen wir 45 Laichproben und zogen einen Teil davon einzeln in 2 dl Bechern oder zu je 10 Kaulquappen/10 l auf.

Ergebnisse

a. *Statistischer Vergleich der 3 Typen für den Index D.p./C. int.*

Die statistische Analyse erfolgte mit Student's t-Test für den Vergleich zweier Mittelwerte. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.001$ sind die Verteilungen von *lessonae* gegenüber *esculenta* und *ridibunda* sowie von *esculenta* gegenüber *ridibunda* signifikant voneinander verschieden. (Abb. 2).

b. *Analyse der F_1 aus definierten Paaren*

Die homotypischen Kreuzungen von *ridibunda* und *lessonae* haben je Nachkommen vom Elterntyp; die Kaulquappen aus den Kreuzungen *esculenta* × *esculenta* starben alle zwischen der 5. und 9. Larvalwoche; die Kreuzungen *esculenta* × *lessonae* ergeben vitale Larven und Jungfrösche vom Phänotyp *esculenta* (Tab. 1). — Bezüglich des Index D.p./C. int. sind die Verteilungen von *lessonae* gegenüber *esculenta* und *ridibunda* sowie von *esculenta* gegenüber *ridibunda* bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0.001$ signifikant voneinander verschieden. (Abb. 2).

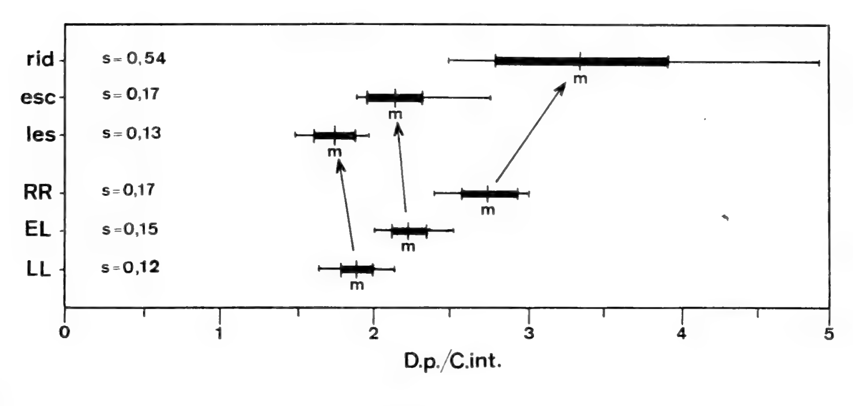


ABB. 2.

Mittelwert und Streuung bezüglich des Index: Digitus primus/Callus internus. Material oben: im Feld gefangene Typen *ridibunda* (rid.), *esculenta* (esc.) und *lessonae* (les.); unten: F_1 von definierten Elternpaaren *ridibunda* × *ridibunda* (RR), *esculenta* × *lessonae* (EL) und *lessonae* × *lessonae* (LL) kurz nach der Metamorphose.

TABELLE 1

Im Feld gefundene Paarungstypen und ihre Nachkommen

N	P ♀ × ♂		F 1 Phänotyp
3	rid × rid	----------	rid
4	esc × esc	----------	alle tot (larval)
2	esc × les	----------	esc
4	les × les	----------	les

c. *Laichproben aus dem Feld*

Weil die 45 Laichproben aus dem Laichplatz der Mischpopulation *esculenta*/*lessonae* bei Gossau anfangs zu dicht gehalten wurden (über 100 Eier/2 dl), gingen 18 Proben vor dem Schlüpfen der Larven zugrunde, bei 11 Proben schlüpften weniger als 10 Larven/Probe und nur aus 16 Proben schlüpften die Larven annähernd normal. Von den 27 Proben, aus denen Kaulquappen aufgezogen werden konnten, starben alle Kaulquappen von 25 Proben in der 5.—9. Larvalwoche. Diese Kaulquappen glichen jenen aus *esculenta* × *esculenta* Kreuzungen bekannter Eltern. Die Kaulquappen aus 2 Proben waren vital und wurden Jungfrösche vom Phänotyp *esculenta*. Die Anzahlen lebensfähiger und nicht lebensfähiger Laichproben können wegen des Aufzuchtfehlers zu Beginn nicht quantitativ verwertet werden. Immerhin zeigen die Aufzuchten der Larven, dass auch im Freien gelegter Laich zu einem grossen Teil nicht lebensfähige Nachkommen gibt. Dieser Laich stammt wahrscheinlich von *esculenta* × *esculenta* Paaren, die am Fangort nachweislich häufiger waren als homo- und heterotypische Kreuzungen mit *lessonae*.

Zusammenfassung und Diskussion

Unsere Ergebnisse aus Untersuchungen an Grünfroschen der Gattung *Rana* aus dem Kanton Zürich, Schweiz, stimmen gut mit den Befunden von Berger im Raum Poznań, Polen überein und widerlegen sie in keinem Punkt: die Typen *esculenta*, *lessonae* und *ridibunda* kommen im Kanton Zürich sympatrisch vor. Mittelwert und Streuung für Adulte und Junge bezüglich des Index D.p./C. int. liegen sehr nahe bei den Werten von Berger. Die homotypischen Kreuzungen von *lessonae* und *ridibunda* ergeben Nachkommen vom Elterntyp. Die Nachkommen aus den Kreuzungen *esculenta* × *esculenta* starben alle in der 5.—9. Larvalwoche. Den *esculenta* Phänotyp erhielten wir als Hybriden von im Feld gefangenen *esculenta* × *lessonae* — Paaren. Die Kreuzung *ridibunda* × *lessonae* führten wir nicht durch; wir fanden sie im Freien bis jetzt nicht. Für das Vorkommen des Typs *esculenta* genügt die Anwesenheit relativ weniger *lessonae* in einer *esculenta*/*lessonae* Mischpopulation. Ob das Vorkommen von *ridibunda*, von der bis jetzt nur 2 Fundorte im Kanton Zürich bekannt sind, als autochthon oder als Resultat neuerer Aussetzungen taxiert werden muss, kann deshalb nicht beurteilt werden, weil *ridibunda* weitgehend unabhängig vom *lessonae*/*esculenta* — System ist.

Résumé

Ayant pris connaissance des travaux de Berger (1964-70) en Pologne, nous avons analysé 210 individus de grenouilles vertes. Après avoir prouvé l'occurence des trois types *lessonae*, *esculenta* et *ridibunda* au Canton de Zurich (Suisse), des croisements entre ces trois types ont été entrepris, leur descendance élevée et analysée. Les descendants des croisements homotypiques *lessonae* × *lessonae*, respectivement *ridibunda* × *ridibunda* sont du même type que leurs parents. Les larves provenant du croisement *esculenta* × *esculenta* meurent tous entre la 5me et 9me semaine larvale. Le type *esculenta* nait toujours des croisements heterotypiques *esculenta* × *lessonae*. Ces résultats sont partout en parfait accord avec les rapports trouvés par Berger en Pologne.

Summary

210 individuals of green frogs of the genus *Rana* have been caught and anlysed to test the results of Berger (1964-70). After proving the occurence of the three types of green frogs *lessonae*, *esculenta* and *ridibunda* in the Canton of Zurich,

Switzerland, various crossings have been made. The larvae were brought up and the freshly metamorphosed individuals analysed. Homotype crossings *lessonae* × *lessonae* and *ridibunda* × *ridibunda* have an offspring of the same type as their parents, whereas larvae of *esculenta* × *esculenta* provenience all die between 5th and 9th larval week. *Esculenta* phenotypes on the other hand always had their origine in the crossing *esculenta* × *lessonae*. All these results correspond very well with the facts BERGER found in Poland.

LITERATUR

AEBLI, H. 1966. *Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei Rana temporaria in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz)*. Revue suisse Zool. 73: 1—35.

BERGER, L. 1964. *Is Rana esculenta lessonae Camerano a distinct species?* Ann. Zool. Warszawa 22: 45—61.

— 1966. *Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznań*. Ann. Zool. Warszawa 23: 303—324.

— 1968. *Morphology of the* F_1 *generation of various crosses within Rana esculenta complex*. Acta Zool. Cracov 13: 301—324.

— 1970. *Some characteristics of the crosses within Rana esculenta complex in post-larval development*. Ann. Zool. Warszawa 27: 373—416.

GÜNTHER, R. 1970. *Der Karyotyp von Rana ridibunda Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei Rana esculenta L. (Anura, Amphibia)*. Biol. Z'bl. 89: 327-342.

HODLER, F. 1958. *Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von Rana temporaria L.* Revue suisse Zool. 65: 350—359.

KARAMAN, S. 1948. *Prilog herpetologiji sjeverne Srbije*. Prirodosl. *Istraz*. 24: 31—74.

KAURI, H. 1959. *Die Rassenbildung bei europäischen Rana-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln*. Ann. Soc. Tart. Res. Nat. Invest. Const. Lund 2: 1—171.

MERTENS, R. und H. WERMUTH, 1960. *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Frankfurt à.M. 264 p.

N° 65. **Martine Jotterand.** — La formule chromosomique de quatre espèces de Felidae. (Avec 10 figures)

Institut de Biologie animale et de Zoologie, Université de Lausanne.

M. P. Schauenberg (Muséum d'Histoire naturelle, Genève) m'a soumis quatre *Felidae* mâles dont j'ai établi la formule chromosomique. Il s'agit de *F. silvestris silvestris* Schr. (adulte), capturé dans le département de l'Yonne (France), de *F. margarita thinobia* Ognev (adulte), provenant du Pakistan occidental (Province du Bélouchistan), de *F. libyca* Forster (subadulte), importé de Mauritanie où il fut capturé à 150 km. à l'est de Nouakchott et de *F. ornata* Gray (adulte), originaire du Pakistan occidental.

De plus, j'ai étudié un hybride mâle (subadulte), issu du croisement *F. catus* ♀ X *F. margarita thinobia* ♂ (Pakistan occidental).

Les dépouilles de ces cinq chats sont déposées au Muséum d'Histoire naturelle de Genève et portent respectivement les numéros 1201.15, 1201.12, 1201.13, 1201.14 et 1201.16.

L'analyse chromosomique a porté sur des préparations de moelle osseuse. Celle-ci est prélevée dans le fémur d'un animal ayant reçu auparavant une injection intrapéritonéale de Colcémide Ciba 1 %. Elle est traitée selon la technique classique: séjour dans une solution hypotonique de citrate de Na à 1‰, fixation à l'acide acétique 50 %, coloration à l'Hémalun acide et montage au baume de Canada.

Les cinq *Felis* observés révèlent le même nombre diploïde de 38 chromosomes et le même **N.F.** de 72; les caryotypes obtenus sont en tous points semblables à celui de *F. catus.*

Les figures 1-10 montrent que les 36 autosomes se répartissent aisément en six groupes appelés **A, B, C, D, E** et **F** selon les conventions de la Conférence de San Juan sur les Caryotypes de *Felidae* (1965). Les chromosomes sexuels sont métacentriques ou submétacentriques, l'**X** choisi parmi les plus grands et l'**Y** parmi les plus petits.

Les *Felidae* constituent une famille très homogène du point de vue chromosomique (références bibliographiques *in*: K. Benirschke 1969. *Comparative mammalian cytogenetics.* Springer-Verlag, N.Y.); si la plupart d'entre eux possèdent 38 chromosomes, cinq *Felis* américains s'en distinguent par leur nombre diploïde de 36, leur **N.F.** étant égal à 70 ou 72.

Les Chats à 38 chromosomes présentent des **N.F.** de 72, 74 ou 76. La valeur de 72 caractérisant la majorité de ces espèces, dix-sept des vingt-trois connues cytologiquement, nous pouvons alors la considérer comme primitive; les nombres de 74 et 76 en dérivent vraisemblablement à la suite d'inversions péricentriques.

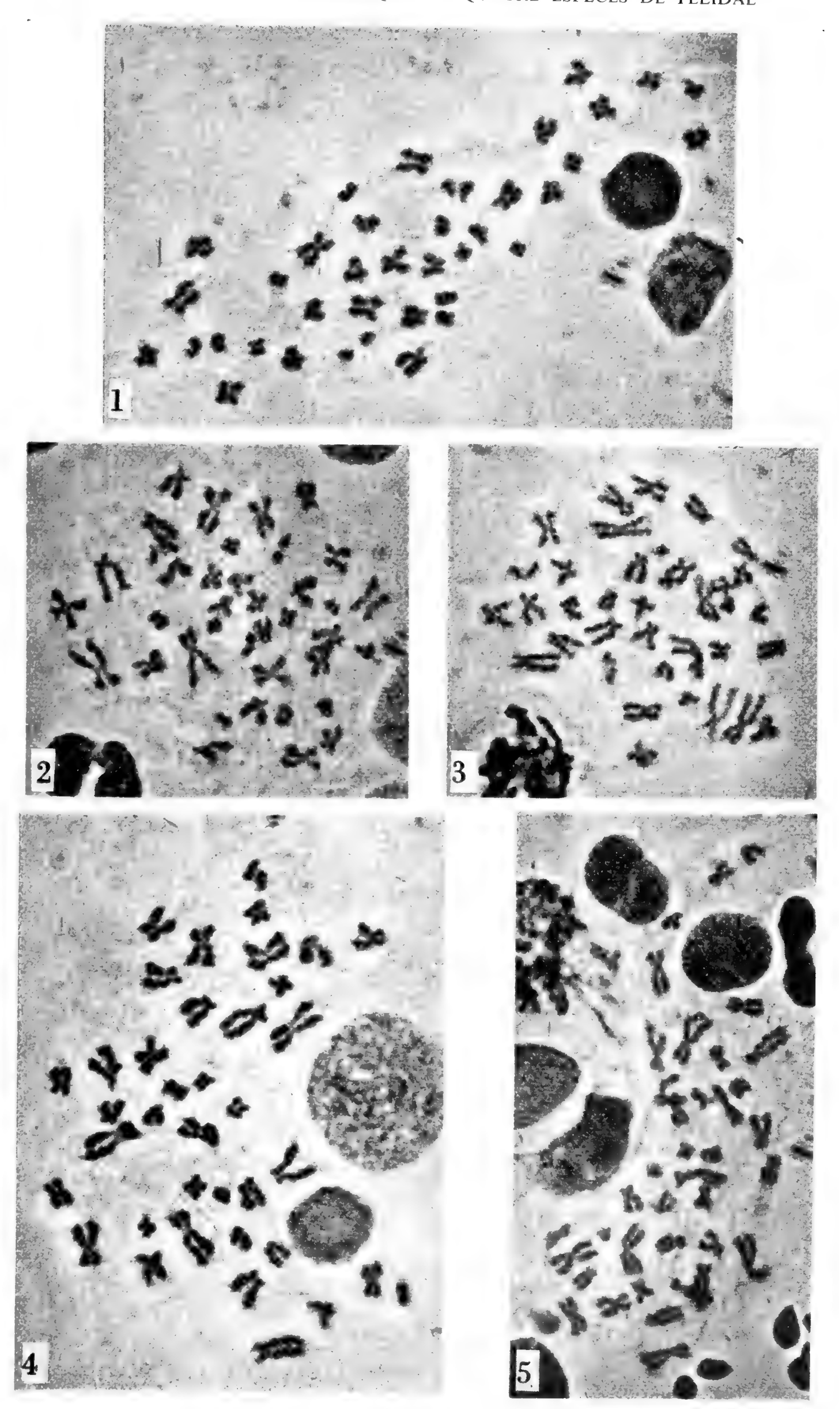


FIG. 1-5.

Métaphases diploïdes.

Fig. 1: *Felis silvestris* ♂. — Fig. 2: *Felis margarita* ♂ × *Felis catus* ♀, mâle.
Fig. 3: *Felis ornata* ♂. — Fig. 4: *Felis libyca* ♂. — Fig. 5: *Felis margarita* ♂. × 1800

Felis silvestris ♂

X Y

A

B

C D

E F

6

Felis catus X margarita ♂

X Y

A

B

C D

E F

7

Felis ornata ♂

X Y

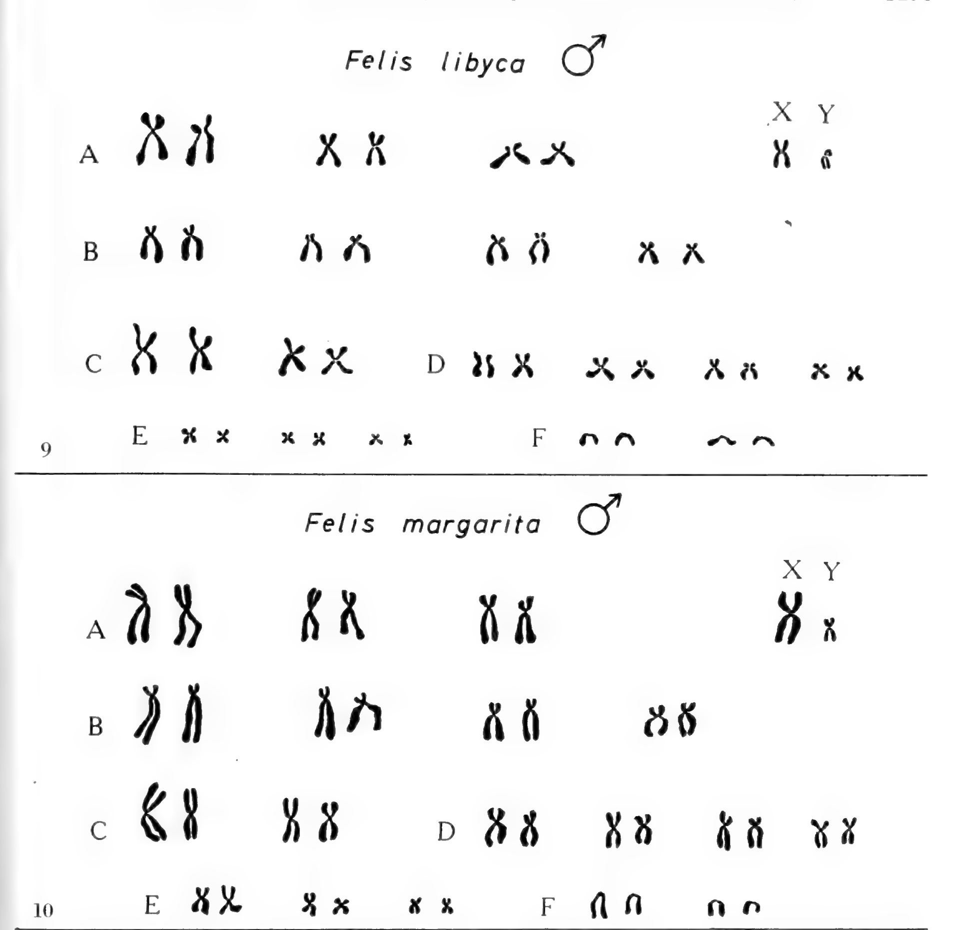
A

B

C D

8 E F

FIG. 6-10.
Caryogrammes d'après les figures 1-5. × 1800.



Si le **N.F.** est retenu comme critère de classification, il en résulte le démembrement de l'ensemble des *Felis (sensu lato)* à 2N = 38 en trois groupes:

1) **N.F.** = 72: *catus, chaus, nigripes, caracal, lynx, rufa, aurata, serval, temmincki, margarita, libyca, ornata, silvestris, tigris, pardus, onca* et *nebulosa.*

2) **N.F.** = 74: *bengalensis, concolor, viverrina* et *leo.*

3) **N.F.** = 76: *yagouaroundi.*

J'ajouterai que le caryotype d'*Acinonyx jubatus* ne diffère pas de celui des *Felis* du groupe 2.

Nous pensons que ces données caryologiques pourront être prises en considération et présenter une contribution à la révision taxonomique de la famille des *Felidae*, entreprise par SCHAUENBERG.

N° 66. **Charles Taban.** — Tentatives d'induction de la régénération d'organes chez les mammifères[1]. I. Résultats d'amputation et greffe de tissu nerveux chez l'embryon de lapin.

(Avec 2 planches)

Institut d'Anatomie de l'Université, Genève.

Bref rappel de l'état actuel de la recherche sur la régénération de la patte

La patte a souvent été choisie pour l'étude de la régénération d'organe.

La plupart des études ont été poursuivies chez les amphibiens (voir revue de Thornton, 1968). Les urodèles embryonnaires, larvaires ou adultes régénèrent habituellement les parties sectionnées de leurs membres. Les Anoures larvaires et quelques formes adultes *(Xenopus, Hymenochirus)* en font autant, mais les autres espèces d'Anoures perdent cette capacité au moment de la métamorphose (Guyénot, 1926, 1927, 1948; Singer, 1963; Thornton, 1968). Pour Polezajev (1946) les capacités régénératives seraient partiellement récupérées chez la grenouille adulte. Dans les conditions ordinaires les mammifères ne régénèrent pas les parties amputées de leurs pattes, cependant quelques cas de régénération de l'embryon de lapin ont été reportés (Aizupet, 1935, cité par Vorontsova et Liosner, 1960). Pour Mitzkevitch (1934, 1935, 1936) seul l'embryon de souris peut régénérer partiellement un doigt, mais ni le lapin, ni le cobaye. Nicholas (1926) a montré que l'embryon de rat ne régénère pas.

Si l'on compare ce qui se passe après l'amputation d'un membre qui régénère ou après l'amputation d'un membre qui ne régénère pas, on constate toute une série de différences dans la séquence des événements se produisant dans chaque cas. Lorsqu'il y a régénération la surface de section est rapidement recouverte de cellules épithéliales trouvant leur origine dans la peau adjacente (Lash, 1955, 1956). A l'extrémité du nerf se forme une accumulation de cellules épithéliales, appelée petit bourgeon, ou mieux « epithelial cap » (Taban, 1955; Singer, 1964; Schmidt, 1968; Thornton, 1968) qui est normalement envahie par des fibrilles nerveuses (Singer, 1949; Taban, 1949; Thornton, 1959). Cet épithélium montre des capacités phagocytaires que j'ai été le premier a mentionner chez le triton

[1] Travail du Département d'anatomie de la Faculté de médecine de la MSU (Chairman Pr. B. Walker) et réalisé grâce à une All University Research Grant N° 11-6963, de la Michigan State University et complété dans le Département de morphologie, (Anatomie, Dir. Prof. J.-A. Baumann), Université de Genève.

(TABAN, 1955; SINGER, 1961), activités liées à un haut niveau d'enzymes hydrolytiques (lysosomes développés) (SCHMIDT, 1968).

Les études au microscope électronique confirment d'autre part l'observation de l'absence d'une membrane basale entre l'épithélium de l'« epithelial cap » et le mésenchyme sous-jacent (SALPETER et SINGER, 1959, 1960; SCHMIDT, 1968). Cette membrane apparaît plus tard, cependant, partant de la base du régénérat et montant de côté (TABAN, 1955; THORNTON, 1956). Un blastème mésenchymateux se forme au-dessous de l'« epithelial cap » (voir THORNTON, 1968). Il est composé de cellules dédifférenciées dont l'origine n'est pas encore complètement connue (HAY, 1962; KIORTSIS, 1965; STEEN et WALKER, 1961; THORNTON, 1942). Elles dérivent probablement de tissus localement dédifférenciés plutôt que l'hypothétiques cellules de réserve et les cellules de la gaine de Schwann participent probablement pour 10% de leur nombre (DE BOTH, 1971). L'activité enzymatique est fortement augmentée dans le blastème et dans les tissus voisins (SCHMIDT, 1968). Le blastème grossit et la différenciation commence. La morphogenèse ressemble à celle que l'on observe chez l'embryon. Le produit en est un nouveau membre, en général plus petit que le premier, mais parfaitement fonctionnel.

Dans les formes qui ne régénèrent pas on observe que la surface de section n'est pas recouverte immédiatement par une couche de cellules épithéliales, mais la plaie recouverte d'un caillot de fibrine, puis d'un tissu de granulation qui se rétracte sous la croutelle protectrice. Cette rétraction cicatricielle est suivie de l'épithélialisation (NEEDHAM, 1952; SCHMIDT, 1968; WILLIAMSON, 1957; MC MINN, 1969).

Différentes hypothèses ont été émises pour rendre compte de l'absence de régénération. Chacune d'entre elles a été le point de départ d'expériences d'induction expérimentale de la régénération. Nous allons les rappeler brièvement.

a. DÉFAUT D'INNERVATION

En 1823, TODD avait déjà observé que la régénération de la patte de Salamandre ne se produisait pas en l'absence du nerf. FRITSCH et LOCATELLI (1924) ont montré qu'une déviation du nerf chez le *Triton* stimule la formation d'un membre supplémentaire. La morphologie de ce dernier est dictée par le territoire dans lequel le nerf agit, comme l'ont bien montré GUYÉNOT et ses élèves (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, 1926; BOVET, 1930; GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER et GALLAND, 1948; KIORTSIS, 1953; TABAN, 1955). SINGER, dans une étude systématique de l'action du nerf, a montré que le type de fibre nerveuse n'est pas important, mais qu'il est nécessaire d'avoir un certain pourcentage de surface de section nerveuse par rapport à la surface de section des autres tissus, pour obtenir une régénération. Par exemple, les nombreuses fibres nerveuses de la patte de souris, qui ne régénère

pas, ont une surface de section proportionnellement plus petite que les rares gros axones du *Xenopus*, dont la patte régénère (SINGER, 1963; RZEHAK et SINGER, 1963). Une connection directe entre le cerveau et les nerfs périphériques n'est pas d'une nécessité absolue pour obtenir une régénération. En effet un ganglion sensitif isolé du système nerveux central est capable de stimuler la régénération du *Triton* (SIDMAN et SINGER, 1951).

La ou les substances trophiques sont probablement formées dans le corps de la cellule nerveuse et transportées le long des axones. La vitesse du processus de régénération est liée, comme l'a très bien montré TWEEDLE (1969, 1971) à la réaction axonale observée dans les cellules médullaires. Celle-ci est plus forte dans le cas de double amputation des membres antérieurs ou des membres postérieurs mais il y a diminution de la vitesse de régénération même si seul le nerf est sectionné contralatéralement. (TWEEDLE, 1971). De nombreuses tentatives de remplacement de la (ou des) substances actives ont jusqu'à ce jour été vouées à l'échec (TABAN, 1955; SINGER, 1960). Les inhibiteurs de la neurotransmission n'empêchent pas la régénération ou ne le font qu'à travers un effet toxique général (voir THORNTON, 1968). Les extraits de DECK (1971) par contre semblent exercer une certaine stimulation sur la formation des cellules du blastème.

Partant de l'idée que le facteur trophique fourni par le nerf se trouvait au-dessous d'un seuil limite requis pour que la régénération se produise chez les animaux qui ne régénèrent habituellement pas, SINGER (1951) a augmenté au moyen d'une déviation de nerf la quantité de fibres aboutissant à la surface de section. Il a dévié le nerf sciatique dans l'avant-bras d'une grenouille, avant d'amputer celui-ci. Confirmant l'hypothèse, un blastème de régénération s'est formé, suivi d'un petit régénérat. Appliquant la même technique SIMPSON (1961) a obtenu la régénération du membre chez le lézard *Lygosoma laterale*. Expérimentant sur un mammifère primitif, l'opossum, MIZELL (1968) a greffé du tissu nerveux dans la patte, avant l'amputation, et a ainsi obtenu la première régénération de la patte chez le mammifère. Des greffes d'autres tissus que le tissu nerveux n'ont pas été suivies de régénération, ce qui ajoute encore une preuve supplémentaire de l'importance du (ou des) facteur trophique du tissu nerveux, d'autant que la greffe de tissu nerveux d'amphibien a également donné une stimulation, bien que faible.

Ainsi la nécessité de la présence d'un facteur trophique nerveux a été bien établie, et cependant des membres qui n'ont jamais été innervés comme les embryons aneurogéniques d'*Ambystoma* sont capables de régénérer en l'absence de tissu nerveux (YNTEMA, 1959; THORNTON, 1960). Il faut aussi remarquer que les membres transplantés de Triton nécessitent une innervation beaucoup plus pauvre pour régénérer (voir revue de THORNTON, 1968; THORNTON et TASSAVA, 1969).

Dans une série d'expériences récentes TASSAVA (communication personnelle) a réussi à transplanter sur la membrane allantoïde du poulet des bourgeons de patte d'embryons de souris. Ces bourgeons se sont différenciés en l'absence de nerf, donnant des pattes à aspect normal mais à musculature très pauvre. Repiquées sur 'allantoïde d'un deuxième poulet, et amputées, ces pattes aneurogéniques régénèrent la partie amputée. Ces résultats confirment les possibilités réelles de régénération du membre chez les mammifères.

b. Taux d'hormones inadéquat

La thyroïde exerce un certain effet sur le processus de régénération (Richardson, 1940, 1945) mais la plupart des études ont porté sur l'action de l'hypophyse. Schotté (1926) a décrit les effets inhibiteurs de l'hypophysectomie sur la croissance du blastème de Triton. Des études suivantes ont montré que si l'amputation précède l'hypophysectomie de treize jours, la régénération a lieu. Cependant cette dépendance de la régénération envers l'hypophyse n'est vraie que chez l'animal adulte et non chez la larve de Triton ou chez l'*Axolotl* néotène (Schotté, 1961; Thornton, 1968). L'hypophysectomie exerce une action sur le type de cicatrisation (Cuthbertson, Shaw et Young, 1941). Les sécrétions hypophysaires peuvent être remplacées chez l'animal hypophysectomisé par des injections d'hormones (hormone de croissance et mélange de thyroxine et prolactine). Des études récentes ont été faites par l'école de Thornton (Connelly, Tassava et Thornton, 1968; Tassava, 1968; Tassava, Chlapovski et Thornton, 1968; Tassava, 1969).

Les mécanismes d'action de ces hormones ne sont pas encore tout à fait clairs. La prolactine et la thyroxine semblent agir sur la synthèse de l'ADN dans le blastème (Tassava, Taban, Thornton, non publié). Les changements dans les hormones nécessitées par le régénérat sont soudains, séparant la larve de l'adulte. Le vieillissement peut être aussi évoqué comme inhibiteur de la régénération (Rhezak et Singer, 1966; Schmidt, 1968) mais son action est beaucoup plus progressive, agissant sur une longue période de temps. Mettre en corrélation l'action du vieillissement avec l'action des hormones ne reflète très probablement qu'une partie de ce qui se passe, comme le pense Mitzkevitch (1936).

c. Un changement dans le système immunologique

J'ai émis l'hypothèse d'un contrôle immunologique de la régénération (Taban, 1965, 1966, 1966, 1967, 1969). Il serait, en effet, très surprenant qu'un système impliqué dans la reconnaissance des protéines étrangères et dans le processus de l'inflammation qui se produit au cours de la cicatrisation, ne joue pas un rôle important dans la régénération. On peut faire quelques observations intéressantes: le plus généralement les animaux ayant un pauvre système immun ou rejetant très lentement les greffes (comme l'axolotl par exemple) ont aussi de très bonnes capacités de régénération, tandis que les animaux plus élevés (comme l'homme par exemple) qui ont un système immun très développé ne régénèrent pas d'organes.

Les expériences de Ruben (Ruben et Stevens, 1963, 1963; Stevens, Ruben, Lockwood et Rose, 1965) sont encore plus intéressantes. Ces auteurs ont réussi

à stimuler la formation de pattes surnuméraires au moyen d'implants de tissus étrangers (par exemple de rein de grenouille) chez les urodèles. L'implant s'est montré d'autant plus actif que le tissu implanté provenait d'espèces plus éloignées phylogénétiquement.

Il perdait toute activité s'il avait été préalablement bouilli, mais la gardait s'il avait été lyophylisé, et avait une activité plus grande s'il avait été préalablement congelé. Localement l'implant cause une forte histolyse.

Notons aussi que l'opossum nouveau-né n'a pas encore développé ses défenses immunologiques (Mizell, 1968) ce qui peut expliquer la bonne tolérance de la greffe nerveuse.

J'ai montré que des anticorps anti-tritons injectés à des tritons en train de régénérer stoppent cette régénération (Taban, 1965, 1966*a*, 1966*b*, 1967, 1969). Comme il est extrêmement difficile d'obtenir des antigènes purs qui ne soient pas présents à plusieurs places dans l'organisme et des anticorps dépourvus d'action croisée, ces expériences ont été conduites avec des groupes d'anticorps. Des absorptions sélectives et l'élimination des effets toxiques généraux n'ont pas supprimé l'effet inhibiteur sur la régénération.

d. Action du collagène, supprimant la régénération

Parmi les différentes méthodes utilisées pour stimuler la régénération de la patte chez la grenouille adulte, il faut mentionner les expériences de Rose (1944, 1945, 1947) et Polezajev (1946) qui ont obtenus la formation de blastèmes de régénération au moyen d'agents chimiques. Ils ont ainsi modifié la marche de la cicatrisation et la formation de la membrane collagène (Kemp, 1961). De même la greffe de peau de larve permet la régénération chez la grenouille adulte (Gidge et Rose, 1944). Inversément la greffe de peau de tête sur une patte de *Triton* inhibe la régénération (Thornton, 1962); or la peau de la tête est sous tendue d'une épaisse membrane de collagène. Carlson (1969) a montré que l'injection de collagènase stimule grandement la régénération du muscle chez le rat.

L'excès de cicatrice fibreuse paraît ainsi inhiber le phénomène régénératif, alors qu'à l'inverse une lyse tissulaire avec dédifférenciation est nécessaire pour qu'il se développe. Il apparaît ainsi que c'est dans les variations des processus, dans *leur cours plus ou moins rapide* et non dans des changements irréversibles de l'ADN qu'il faille chercher la perte du pouvoir régénérateur chez les mammifères.

Nous avons choisi comme animal d'expérience le lapin. Des cas de régénération de l'oreille, du mamelon, ont été signalés par les auteurs russes Vorontsova et Liosner, 1960. Bors et Mitskevitch ont pu opérer des embryons de lapin avec succès. L'opossum nouveau-né se trouve à un stade de développement comparable à celui d'un embryon de lapin de dix-huit jours *in-utero*. A ce stade

l'hormone de croissance est certainement présente en quantité suffisante vu la taille de l'embryon; du tissu nerveux peut être greffé relativement facilement.

J'ai donc entrepris d'opérer des lapines gestantes. Dans un premier temps j'ai opéré 25 lapines dont la gestation allait de douze à vingt jours. Je ne fais que mentionner cette série car, tous les embryons ayant été résorbés, je n'ai obtenu aucun résultat. Plusieurs drogues données à la lapine pour éviter la résorption n'ont pas agi (dérivés de progestérone, U-0521, tranquillisants, etc.).

Je rapporterai ici les résultats de la deuxième série, 17 animaux, opérés dans le troisième tiers de la gestation, à partir du 21e jour. Ces 17 animaux me donnèrent une vingtaine de fœtus vivants, amputés, et je rapporterai les cas de 16 d'entre eux. Les autres sont nés avant la césarienne; il était difficile de savoir si la mère n'avait pas rongé les pattes amputées. Les amputations ont été accompagnées de greffes de tissu nerveux dans la moitié des cas environ (7/16).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les lapines gestantes, de race néo-zélandaise pure, ont été fournies par la Johnson Rabbitry (Grands Rapids, Michigan), qui a garanti la date de fécondation.

Les opérations ont été pratiquées sous narcose à l'éther, selon les directives données par Kraner et Parshall (1968) pour les opérations sur embryons. Les poils ont été préalablement enlevés sur la partie à opérer, au moyen d'une pâte épilatoire du commerce (Nett). Après laparatomie médiane, l'utérus est amené, les fœtus repérés, puis remis dans l'abdomen à l'exception de la partie contenant le fœtus à amputer. Dans le cas d'amputation simple, une fermeture en bourse par fil est mise en place avant l'ouverture du muscle utérin et de la poche amniotique, avec une aiguille sertie et catgut ou soie 0000. Après repérage du fœtus par transillumination, la paroi est ouverte au scalpel pointu, la patte saisie avec une pincette mousse très fine ou une pince d'horloger, et amputée pour les pattes antérieures au niveau du carpe, pour les postérieures au niveau du tarse. Deux fois l'amputation a passé légèrement plus proximale, à l'endroit ou elle était maintenue, une pression trop forte de la pince d'horloger ayant agi comme un ciseau sur ces tissus très fragiles. La bourse est ensuite fermée et cette partie de l'utérus remise dans le ventre.

Dans une autre série d'opérations une partie du cerveau d'un des embryons est aspirée dans une seringue à tuberculine au moyen d'une aiguille n° 18 G. En général cette ponction ne nécessite pas de fabrication d'une fermeture en bourse et la plaie se referme d'elle-même. (Plusieurs de ces embryons au cerveau ponctionné ont d'ailleur continué à vivre, mais n'ont pas grossi autant que les

autres). L'aiguille est ensuite changée pour une plus fine (22 b), l'embryon suivant est opéré comme décrit plus haut, mais avant l'amputation le tissu nerveux est introduit de l'extrémité jusque le plus loin possible en direction de la racine du membre, l'injection est poussée en retirant l'aiguille, dans l'axe du membre. Les amputations ont été faites aux ciseaux à iridectomie.

Cette « injection » de tissu nerveux est suivie du renvoi du fœtus dans la poche et de la fermeture de la paroi utérine en bourse.

Le liquide amniotique permet le repérage relativement facile des différentes parties du fœtus. Pour éviter qu'il ne se répande complètement nous avons fréquemment ponctionné la poche après repérage du fœtus, et réinjecté le liquide à la fin de l'intervention. Cette pratique ne semble pas avoir modifié les chances de survie ou les risques de résorption de façon appréciable. Après l'opération d'un à quatre fœtus, selon le cas, l'abdomen a été fermé plan par plan. La suture est recouverte d'un pansement (spray Schuco). Les césariennes ont été pratiquées en général 7 à 8 jours après.

La première intervention, soit un jour avant la date de la mise bas. La plus grande partie des 17 lapines a été opérée au 22e jour de gestation.

Ces animaux n'ont pas reçu d'antibiotiques, ni de traitement d'aucune sorte. Ils ont été gardés dans la division CLARA de la MSU, et nourris d'aliments granulés et d'eau *ad libitum*.

Tous les membres amputés ont été prélevés en enlevant une partie soit du pelvis, soit du scapulum, fixés au formol, emparaffinés, sectionnés et examinés après coloration à l'hématoxyline-éosine ou au trichrome de Masson.

RESULTATS

A partir du 21e jour de gestation les fœtus opérés ont bien survécu. Les résorptions ou avortements ou accouchements prématurés ne se sont produit que chez la moitié des femelles opérées environ (59%).

Les 16 fœtus viables, au moment de la césarienne et qui avaient été opérés, se divisent en deux groupes: 9 qui n'ont pas reçu de greffes nerveuses et 7 qui en ont reçu.

Un fœtus a été opéré au 26e jour de la gestation et n'est resté que quatre jours *in-utero*. Quatorze fœtus ont été opérés au 22e jour de la gestation et 10 d'entre eux ont été sortis au 29e jour, les 4 autres ont été pris au 30e jour.

Enfin un fœtus a été gardé vivant quatre jours après la césarienne. Ces 16 cas sont brièvement décrits ci-dessous.

CASUISTIQUE

N° 1. Amputation simple de la patte antérieure au 26e jour de gestation, sans greffe de tissu nerveux. Césarienne au 30e jour. Animal vivant, de la taille des autres (entre 9,5 et 10,5 cm). Moignon brillant, lisse, animé de mouvements. *Histologie :* quelques réactions inflammatoires et tissu de granulation recouvrant partiellement les cartilages de l'extrémité amputée.

N° 2. (Fig. 1). Amputation d'une patte antérieure avec greffe de tissu nerveux, opération au 21e jour de gestation, césarienne au 29e jour. Embryon vivant de taille normale présentant un moignon d'aspect sain, brillant, d'un volume sensiblement plus fort qu'au moment de l'amputation, d'un diamètre égal à celui de la patte opposée mesurée au même niveau. *Histologie :* on repère la greffe de tissu nerveux, entourée de cellules lymphocytaires (fig. 2 et 3). Un gros amas de petits lymphocytes se trouve tout proche de la greffe. L'extrémité du moignon est recouverte d'un tissu épais de granulation bien vascularisé. Les cellules nerveuses sont bien reconnaissables, montrant souvent des signes de souffrance, une vacuolisation, parfois, au contraire d'aspect physiologique.

N° 3. Amputation simple d'une patte postérieure pratiquée chez un animal de la même fratrie que le N° 2. L'aspect du moignon est très différente de celui du N° 2. Il est beaucoup moins brillant, recouvert d'amas de tissus informes au travers desquels pointe le fémur. Le moignon est à son extrémité d'un diamètre d'environ ½ de celui de la patte opposée mesurée au même niveau. *Histologie :* aspect nécrotique de l'extrémité.

N° 4. Animal opéré au 22e jour de gestation, césarienne au 29e jour. Amputation de la patte antérieure gauche et greffe de tissu nerveux. Moignon bien vascularisé présentant une sorte d'excroissance charnue lisse, ayant extérieurement les caractères de la peau normale, diamètre semblable à celui de la patte opposée mesurée au même niveau. Continuité entre la peau du moignon ancien et de la partie remaniée. *Histologie :* tissu de granulation à l'extrémité. Une zone de caillot ancien bourré de cellules géantes. Aspect par endroit dégénératif du cartilage. Tissu nerveux situé près de la surface.

N° 5. Animal de la même fratrie que le N° 4. Amputation de la patte postérieure, sans greffe de tissu nerveux. Aspect extérieur montrant une nette différence entre la qualité des tissus cutanés primitifs et le recouvrement de l'extrémité, celle-ci apparaissant pointue, blanchâtre et translucide (fig. 4). *Histologie :* cartilages de l'extrémité amputée recouverts d'une couche de fibrine et d'un début de tissu de granulation. Aspect peu actif de toute la zone, plages à aspect dégénératifs dans le cartilage.

N° 6. Animal de la même fratrie que le N° 4 et le N° 5. Patte antérieure gauche amputée sans greffe de tissu nerveux. Le moignon présente trois zones bien visibles sur la figure 5, tissu primitif à la base, zone intermédiaire de remaniements, bien vascularisée et extrémité nécrotique. *Histologie :* on retrouve la même disposition, l'épithélium en train de régénérer passant au-dessous des zones nécrotiques, pour les exclure.

N° 7. Opération au 22e jour de gestation, amputation de la patte antérieure et greffe de tissu nerveux. Césarienne au 29e jour. Aspect sain de l'extrémité. *Histologie :* extrémité en grande partie épithélialisée, tissu de granulation important sous-jacent. Tissu nerveux greffé difficile à identifier.

N° 8. Même fratrie que le N° 7. Amputation de la patte postérieure, introduction de tissu nerveux. Césarienne au 29e jour: moignon d'aspect sain, lisse. *Histologie :* épithélialisation presque complète, tissu de granulation important, aspect sain du cartilage sous-jacent.

N° 9. Même fratrie. Amputation simple de la patte antérieure. Au 29e jour l'extrémité paraît nécrotique. *Histologie :* fibrine, tissus mortifiés, nécrose du moignon.

N° 10. Même fratrie. Amputation simple de la patte postérieure. Extrémité blanchâtre, à l'ouverture au 29e jour. *Histologie :* tissus mortifiés à l'extrémité du moignon, paraissant en voie d'expulsion, petit tissu de granulation sous-jacent.

N° 11. Amputation au 22e jour de gestation, section d'une patte antérieure, sans adjonction de tissu nerveux. Césarienne au 29e jour. Enorme régression de la patte presque jusqu'au niveau de la racine du membre. *Histologie :* tissus nécrotiques de l'extrémité.

N° 12. Opération au 22e jour. Amputation de la patte antérieure, sans greffe nerveuse. Césarienne au 30e jour. Moignon avec une partie dépassant le niveau de l'ancienne peau de 2 mm, bien vascularisé, lisse. *Histologie :* un tissu de granulation recouvre l'extrémité, zones de dégénérescence peu abondantes.

N° 13. Même fratrie que le N° 12. Patte postérieure amputée, pas de greffe nerveuse. Un fragment d'os dépasse le tissu nécrosé, grosse régression du membre, presque jusqu'à la racine (fig. 6). *Histologie :* tissus nécrotiques avec dépassement de l'os dénudé (fig. 7).

N° 14. Même animal que le N° 13, même fratrie que le N° 12. Amputation de la patte antérieure, greffe de tissu nerveux. Extrémité du moignon montre une espèce de choux-fleur de tissus très fragiles, translucides (fig. 8). *Histologie :* extrémité du moignon s'épanouissant en un amas de tissus qui ne paraissent pas particulièrement nécrotiques, mais semblent pousser de façon anarchique, sans toutefois d'images de cellules tumorales.

N° 15. Même fratrie que la N° 12. Amputation de la patte postérieure, greffe de tissu nerveux. Moignon en fer de lance, bien vascularisé. *Histologie :* cartilage sain recouvert d'un tissu de granulation, vascularisation très abondante, épithélialisation complète du moignon.

N° 16. Amputation au 22e jour de gestation de la patte postérieure, avec greffe de tissu nerveux. L'animal a été gardé vivant pendant quatre jours après la naissance, et est mort, la mère ne pouvant le nourrir et les efforts faits pour le maintenir en vie ayant échoué. Le moignon est donc resté 12 jours après l'amputation, 8 *in-utero*, 4 à l'air libre. Aspect en massue du moignon qui est bien vascularisé, lisse (fig. 9, 10, 11 et 12). *Histologie :* tissu de granulation deux fois plus épais que pour les autres cas présentant un tel tissu, recouvrant un cartilage sain, épithélialisation avancée (fig. 13).

DISCUSSION

Le but de l'expérience initiale était de reproduire chez l'embryon de lapin les résultats obtenus chez l'opossum par MIZELL. En aucun cas je n'ai obtenu de régénérat, ni de blastème de régénération. Cependant j'ai obtenu des résultats

différents chez les fœtus qui ont reçu des greffes de tissu nerveux et chez ceux qui n'en ont pas reçu. D'autre part le nombre de fœtus greffés qui ont survécu n'est que de 7 et la réponse positive chez l'opossum ne s'est manifestée que dans 8 cas sur 30, soit environ ¼. Au mieux nous pouvions espérer 2 réponses positives sur 7. D'autres facteurs entrent encore en ligne de compte pour expliquer la différence des résultats. Les opossum ont été observés pendant quarante jours et plus, alors que la période la plus longue de survie après l'opération de nos fœtus n'a été que de douze jours. Il ne faut pas non plus oublier que les fœtus de lapin du 21e ou du 22e jour sont sensiblement plus « vieux » que les opossum nouveau-nés, au point de vue de leur développement, en particulier de leurs défenses immunitaires. L'exemple en est le N° 2, dont la greffe nerveuse est infiltrée de petits lymphocytes et entourée d'une ceinture de cellules mésenchymateuses qui paraissent l'enkyster. Cette image n'est pas comparable aux greffes bien supportées faites chez l'opossum.

Je n'ai pas vu de formation de blastème typique.

Il y a une grande différence entre les pattes amputées qui ont reçu des greffes nerveuses et celles qui n'en ont pas reçu. Les premières sont bien vascularisées, d'une taille plus grande que celle du moment de l'amputation, recouvertes d'un tissu de granulation assez abondant, bien vascularisé, d'aspect extérieur lisse et sain, avec un épithélium en voie de régénération qui recouvre tout ou partie de la zone cruentée. L'extrémité de ces moignons est d'une surface de section double au moins de celle mesurée au moment de l'amputation.

Dans le dernier cas, N° 16 qui a survécu douze jours, l'épithélialisation est complète, la réorganisation en bonne voie, et cet animal avait reçu une greffe nerveuse. Dans le cas du N° 14, de la même fratrie que le N° 13 et qui a reçu une greffe nerveuse, il y a une certaine prolifération tissulaire à l'extrémité, qui n'a pas les caractères d'un blastème organisé, mais qui contraste fortement avec le N° 13 ci-dessous. A l'inverse les pattes amputées qui n'ont pas reçu de tissu nerveux sont toutes plus ou moins nécrotiques à leur extrémité, parfois avec l'os dépassant nu la surface, certaines ayant régressé presque complètement, à la manière des pattes d'axolotl désinnervées et amputées de SCHOTTÉ et BUTLER (1941). Dans le cas N° 13 l'épithélium forme à un endroit une espèce de linguette de chaque côté de la plaie en laissant un espace vide sous-jacent; la régression du membre dans ce cas a été très marquée.

Malgré le petit nombre de cas, on peut fortement suspecter que les greffes nerveuses, même si elles ont été rejetées ou détruites, ont tout de même exercé une certaine action trophique. Le traumatisme de l'injection seul peut éventuellement avoir aussi exercé une influence, mais nous n'avons pas de témoins permettant d'apprécier celle-ci.

Cette étude n'exclut nullement la possibilité de stimuler une régénération de la patte chez l'embryon de lapin; pour cela il faudrait répéter ces expériences

soit à un stade plus précoce de développement, soit en associant la greffe de tissu nerveux à des transplantations de membres, puisque chez le triton il est connu qu'un membre transplanté requiert un moins grand nombre de fibres nerveuses pour régénérer (THORNTON, SINGER et TASSAVA). Des tentatives de transplantation faites sur certains embryons ont malheureusement entraîné soit l'écrasement de la patte, soit celui de l'embryon, et n'ont pas abouti. C'est dans ces directions que nous poursuivrons nos recherches.

RÉSUMÉ

Description somatique et histologique de 16 pattes de fœtus de lapin, amputés *in-utero*, dont 7 ont reçu des greffes de tissu nerveux prélevé sur un autre individu de la même portée. Ce tissu paraît avoir exercé une influence trophique, mais n'a pas entraîné la formation d'un blastème ou d'un régénérat.

SUMMARY

Gross and microscopic description of 16 *in-utero* amputated rabbit foetus limbs, 7 of which receved nervous grafted tissue, taken from a littermate. This nervous tissue exerted a trophic action on the stump, though withouth any formation of a regenerating blastema.

ZUSAMMENFASSUNG

Makro- und mikroskopische Befunde aus 16 *in-utero* amputierten Kaninchenfüssen, von denen auf 7 Nervengewebe von einem anderen Tier aus demselben Wurf gepfropft wurde, sind in dieser Arbeit beschrieben. Dieses gepfropfte Nervengewebe übt eine trophische Wirkung auf die Beinstummel aus, jedoch tritt keine Blastema Regenerierung ein.

Je remercie le P[r] Thornton qui a bien voulu m'assister de ses conseils, MM. R. Stay, T. Carlson et M[lle] C. Gribbler pour leur aide technique.

BIBLIOGRAPHIE

BORS, E. 1925. *Die Methodik der intrauterinen Operation am überlebenden Säugetierfoetus.* Arch. Entw. Mech. Org. 105 (3): 655-665.

DE BOTH, N. J. 1971. *The regeneration territories. A critical note.* Folia morph. 19 (2): 177-181.

BOVET, D. 1930. *Les territoires de régénération. Leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation des nerfs.* Rev. suisse Zool. 37: 83-145.

CARLSON, B. M. 1969. *The regeneration of muscle in mammals.* Am. Zool. 9 (3): 310.

CONNELLY, T. G., R. A. TASSAVA and C. S. THORNTON. 1968. *Limb regeneration and survival of prolactin treated hypophysectomized adult newts.* J. Morph. 126 (3): 365-371.

CUTHBERTSON, D. P., G. P. SHAW and F. G. YOUNG. 1941. *The anterior pituitary gland and protein metabolism. III. The influence of anterior pituitary extract on the rate of wound healing.* J. Endo. 2: 475-478.

DECK, J. D. 1971. *The effects of infused materials upon the regeneration of newt limbs. II. Extracts from newt brain and spinal cord.* Acta anat. 79: 321-332.

FRITSCH, C. 1911. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphibien.* Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. 30: 376.

GIDGE, N. M. and S. M. ROSE. 1944. *The role of larval skin in promoting limb regeneration in adult anura.* J. exp. Zool. 97: 71-93.

GUYÉNOT, E. 1927. *Le problème morphogénétique dans la régénération des urodèles: détermination et potentialités des régénérats.* Rev. suisse Zool. 34: 127-154.

— J. DINICHERT-FAVARGER et GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton.* Rev. suisse Zool. 55, suppl. 2, pp. 1-120.

— et O. E. SCHOTTE. 1926*a*. *Le rôle du système nerveux dans l'édification des régénérats de pattes chez les Urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 48: 32-36.

— et O. E. SCHOTTE. 1926*b*. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* C. R. Séanc. Soc. biol. Paris 94: 1050-1052.

HALL, A. B. and O. E. SCHOTTE. 1951. *Effects of hypophysectomies upon the initiation of regenerative process in the limb of Triturus viridescens.* J. exp. Zool. 118: 363.

HAY, E. D. 1962. In: *Regeneration.* Ed. Rudnick, Ronald Press, New York, p. 177.

KEMP, N. E. 1961. *Replacement of the larval basement lamella by adult-type basement membrane in anuran skin during metamorphosis.* Devl. Biol. 3: 391-410.

KIORTSIS, V. 1953. *Potentialités du territoire patte chez le Triton.* Zoologie 60 (6): 303-321.

— and H. A. L. TRAMPUSH. 1965. *Regeneration in animals and related problems.* North-Holland. Amsterdam.

KRANER, K. L. and C. J. PARSHALL. 1968. *Experimental procedures and surgical techniques performed on intrauterine fetal animals.* In: *Methods of animal experimentation. III.* Ed. Gay, Acad. Press, New York, London.

LASH, J. W. 1955. *Studies on wound closure in Urodeles.* J. exp. Zool. 128: 13-27.

— 1956. *Experiments on epithelial migration during the closing of wounds in Urodeles.* J. exp. Zool. 131: 239.

LOCATELLI, P. 1924. *L'influenza del sistema nervoso sui processi di rigenerazione.* Arch. Sci. Biol. 5: 362-378.

MC MINN, R. M. H. 1969. *Tissue Repair.* Acad. Press, New York, London.

MITSKEVICH, M. S. 1934. *Regeneration and ontogenesis. I. The regenerative process in the mouse fetus.* Biol. Zh. 3 (1): 20-29.

— 1935. *L'action stimulatrice des « Catabolites » sur la régénération des extrémités chez Triton cristatus et Amblystoma tigrinum.*

— 1936. *Regeneration and ontogenesis. II. The limit of regenerative capacity during embryonal growth.* Biol. Zh. 5 (6): 1055-1072.

MIZELL, M. 1968. *Limb regeneration: Induction in the newborn Opossum.* Science 161: 283-286.

— and J. J. ISAACS. 1970. *Induced regeneration of hindlimbs in the newborn Opossum.* Am. Zool. 10:141-155.

NEEDHAM, A. E. 1952. *Regeneration and wound healing.* Wiley. New York.

NICHOLAS, J. S. 1926. *Extirpation experiments upon the embryonic forelimb in the rat.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 23: 436-439.

POLÉZHAIEV, L. W. 1946*a*. *The loss and restoration of regenerative capacity in the limbs of tailess anoures.* Biol. Rev. 21: 141.

— 1946*b*. *Further investigations on the regeneration of limbs in adult anoura.* C. R. Acad. Sci. URSS 54 (5): 461-464.

RICHARDSON, D. 1940. *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration.* J. exp. Zool. 83: 407.

— 1945. *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration.* J. exp. Zool. 100: 417.

ROSE, S. M. 1944*a*. *Methods of initiating limb regeneration in adult Anura.* J. exp. Zool. 95: 149-170.

— 1944*b*. *Causes for loss of regenerative power in adult Anura.* Anat. Rec. 89: 6.

— 1945. *The effect of NaCl in stimulating regeneration of limbs of frogs.* J. Morph. 77: 119-139.

— 1947. *Limb regeneration in frogs stimulated by heat shock.* Anat. Rec. 99: 653.

RUBEN, L. N. and J. M. STEVENS. 1963*a*. *Wounds and the polarity of implant-induced Urodele limbs.* Nature 200: 797-798.

— and J. M. STEVENS. 1963*b*. *Post-embryonic induction in Urodele limbs.* J. Morph. 112: 279-295.

RZEHAK, K. and M. SINGER. 1966. *The number of nerve fibers in the limb of the Mouse and its relation to regenerative capacity.* Anat. Rec. 155: 537-540.

SALPETER, M. M. and M. SINGER. 1959. *The fine structure of adepidermal reticulum in the basal membrane of the skin of the newt Triturus.* J. Biochem. Bioph. Cytol. 6: 35-40.

— and M. SINGER. 1960. *Differenciation of the submicroscopic adepidermal membrane during limb regeneration in adult Triturus including a note on the use of the term « basement membrane ».* Anat. Rec. 136 (1): 27-40.

SCHMIDT, A. J. 1968. *Cellular biology of vertebrate regeneration and repair.* The University of Chicago Press, Chicago and London.

SCHOTTÉ, O. E. 1926. Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles. C. R. Soc. Phys. Hist. Nat., (Genève), 43: 67-72.

— and E. G. BUTLER. 1941. Morphological effects of denervation and amputation of limbs in urodele larvae. J. Exp. Zool., 87: 279-322.

SCHOTTÉ, O. E. and A. DROIN. 1965. The competence of pituitaries and limb regeneration during metamorphosis of Triturus (Diemictylus) viridescens. Rev. suisse Zool., 72: 205-223.

SIDMAN, R. L. and M. SINGER. 1951. *Stimulation of the forelimb regeneration in the newt, Triturus viridescens by a sensory nerve supply isolated from the central nervous system.* Am. J. Physiol. 165: 257-260.

SIMPSON, S. B. 1961. *Induction of limb regeneration in the lizard, Lygosoma laterale, by augmentation of the nerve supply.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 107: 108-111.

SINGER, M. 1949. *The invasion of the epidermis of the regenerating forelimb of the urodele, Triturus, by nerve fibers.* J. exp. Zool. 11: 189-210.

— 1951. *Induction of regeneration of the forelimb of the frog by augmentation of the nerve supply.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 76: 413.

— 1960. *Nervous mechanisms in the regeneration of body parts. 18th Growth Symposium developing cell systems and their controls.* Ed. Rudnick, Ronald Press Co. 115-133.

— 1963. *Nervous control of the regrowth of body parts in Vertebrates.* Publishing House of Czechoslovak Academy of Sciences, Prague.

— and S. JAOUR. 1964. *The nerve and epidermal apical cap in regeneration of the forelimb of adult Triturus.* J. exp. Zool. 155 (1): 105-116.

— and M. M. SALPETER. 1961. *The role of the wound epithelium in vertebrate regeneration. Growth in living systems. Purdue Int. Symp.* Basic Books, New York, pp. 277-311.

O'STEEN, W. K. and B. E. WALKER. 1961*a*. *Radioautographic studies of regeneration in the common newt. I. Physiological regeneration.* Anat. Rec. 137 (4): 501-509.

— and B. E. WALKER. 1961*b*. *Radioautographic studies of regeneration in the common newt. II. Regeneration of the forelimb.* Anat. Rec. 139 (4): 547-556.

STEVENS, J., L. N. RUBEN, D. LOCKWOOD and H. ROSE. 1965. *Implant-induced accessory limbs in urodeles: fresh, frozen, and boiled tissues.* J. Morph. 117-223.

TABAN, C. 1949. *Les fibres nerveuses et l'épithélium dans l'édification des régénérats de pattes (in situ ou induites) chez le Triton.* Arch. Sci. Genève 2: 553-561.

— 1955. *Quelques problèmes de régénération chez les Urodèles.* Rev. suisse Zool. 62: 387-468.

— 1966. *Contrôle immunologique de la régénération chez le Triton. III.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève NS 1: 121-129.

— 1967. *Contrôle immunologique de la régénération. IV.* Rev. suisse Zool. 74: 649-663.

— 1970. *Contrôle immunologique de la régénération chez le Triton. V.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 5 (1): 19-25.

— et P. CHAROLLAIS. 1965. *Contrôle immunologique de la régénération. I.* Arch. Sci. Genève 18: 103-108.

— P. CHAROLLAIS et F. BERSIER. 1966. *Contrôle immunologique de la régénération. II.* C. R. Séances Soc. Phys. Hist. nat. Genève 1: 32-44.

TASSAVA, R. A. 1969*a*. *Hormonal and nutricional requirements for limb regeneration and survival of adult newt.* J. exp. Zool. 170 (1): 33-50.

— 1969*b*. *Survival and limb regeneration of hypophysectomized newts with pituitary xenografts from larval axolotls, Ambystoma mexicanum.* J. exp. Zool. 171 (4): 451-457.

TASSAVA, R. A. F. G. CHLAPOWSKI and C. S. THORNTON. 1968. *Limb regeneration in Ambystoma larvae during and after treatement with adult pituitary hormons.* J. exp. Zool. 167 (2): 157-164.

THORNTON, C. S. 1942. *Studies on the origin of the regeneration blastema in Triturus viridescens.* J. exp. Zool. 89: 375-389.

— 1956. *The relation of epidermal innervation to the regeneration of limb deplants Amblystoma.* J. exp. Zool. 133 (2): 281-300.

— 1959. *Regeneration in Vertebrates.* University of Chicago Press, Chicago, Ill.

— 1960*a*. *Influence of an eccentric epidermal cap on limb regeneration in Amblystoma larvae.* Devl. Biol. 2 (6).

— 1960*b*. *Regeneration of asensory limbs of Amblystoma larvae.* Copeia 4: 371-373.

— 1962*a*. *Influence of head skin on limb regeneration in urodele amphibians.* J. exp. Zool. 150 (1): 5-16.

— 1962*b*. *Eccentric blastema formation in aneurogenic limbs of Amblystoma larvae following epidermal cap deviation.* Devl. Biol. 5 (2): 328-343.

— 1968. *Amphibian limb regeneration. Advance in morphogenesis.* 6: 205-249.

— and R. A. TASSAVA. 1969. *Regeneration and supernumerary limb formation under sparsely innervated conditions.* J. Morph. 127: 225-232.

TODD, J. T. 1823. *On the process of reproduction of the members of the aquatic salamander.* Q. J. Sci. Lit. Arts Lond. 16: 84-96.

TWEEDLE, C. 1969. *Growth relationships in single and double amputations of Ambystoma larvae.* Anat. Rec. 163: 278.

— 1971. *Transneuronal effects on amphibian limb regeneration.* J. exp. Zool. 177 (1): 13-29.

VORONTSOVA, M. A. and L. O. LIOSNER. 1960. *Asexual propagation and regeneration.* Pergamon Press, New York.

WILLIAMSON, M. B. (ed.). 1957. *The healing of wounds.* Mc Graw-Hill (Blakiston Div.), New York.

YNTEMA, C. L. 1959. *Regeneration in sparsely innervated and aneurogenic forelimbs of Amblystoma larvae.* J. exp. Zool. 140 (1): 101-123.

— 1960. *Regeneration of asensory limbs of Ambystoma larvae.* Copeia 4: 372-373.

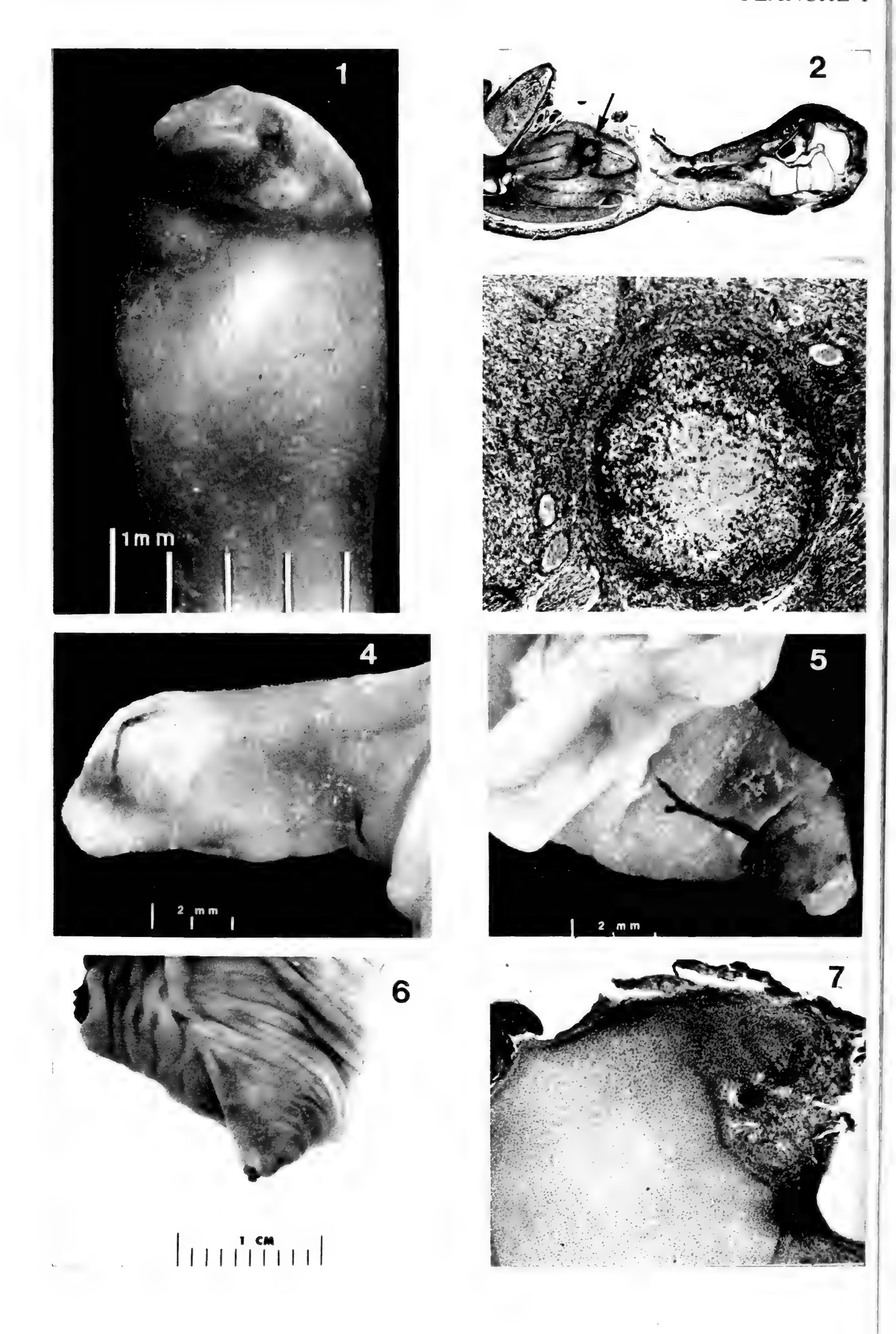

1
2
4
5
6
7
1mm
2 mm
2 mm
1 CM

FIG. 1.

Animal N° 2. Amputation au 21e jour, césarienne au 29e jour.
Cet animal a reçu une greffe de tissu nerveux.
On trouve un moignon en baguette de tambour, bien vascularisé,
ne présentant aucun signe de nécrose.

FIG. 2.

Même animal que sur la figure 1.
Histologie au faible grossissement (7 × env.)
montrant à la fois une partie de la greffe nerveuse (flèche)
et le tissu bien vascularisé de l'extrémité.

FIG. 3.

Même animal que sur les figures 1 et 2.
Vue de la greffe à un grossissement plus fort (50 ×).
On distingue les cellules nerveuses, un certain degré d'infiltration par les lymphocytes
et une sorte d'enkystement du tissu greffé par une réaction fibreuse.

FIG. 4.

Animal N° 5. Amputation de la patte postérieure, au 22e jour de gestation.
Pas de greffe de tissu nerveux.
Aspect blanchâtre de l'extrémité de diamètre très inférieur
à celui du membre normal trouvé dans la région proximale.

FIG. 5.

Animal N° 6. Amputation au 22e jour, sans greffe de tissu nerveux.
L'extrémité du moignon présente trois zones distinctes:
la base, d'origine, une zone de remaniement, intermédiaire et une zone apicale blanchâtre.

FIG. 6.

Animal N° 13. Amputation au 22e jour, sans greffe de tissu nerveux.
La patte a « régressé ». On distingue à nouveau les trois zones,
mais la zone apicale est constituée par un os pratiquement dénudé.

FIG. 7.

Animal N° 3. Amputation au 21e jour, sans greffe de tissu nerveux.
A l'histologie on observe le tissu cartilagineux dépassant à l'extrémité, nécrotique.
L'épithélium apparaît sur la gauche de la figure. (Gross. 50 ×).

Fig. 8.

Animal N° 14. Amputation au 22e jour avec une greffe de tissu nerveux.
Extrémité du moignon présentant une prolifération d'allure anarchique,
mais sans image cellulaire d'aspect tumoral.
Ces tissus sont aussi translucides, mais cependant vascularisés
et différents du tissu nécrosé.

Fig. 9.

Animal N° 16. Amputation au 22e jour, greffe de tissu nerveux.
Cet animal a été gardé vivant après la césarienne
et le moignon est observé 12 jours après l'amputation.
Photo de l'animal, grandeur nature (réduction ½).

Fig. 10.

Patte postérieure non amputée de l'animal N° 16. (×2).

Fig. 11.

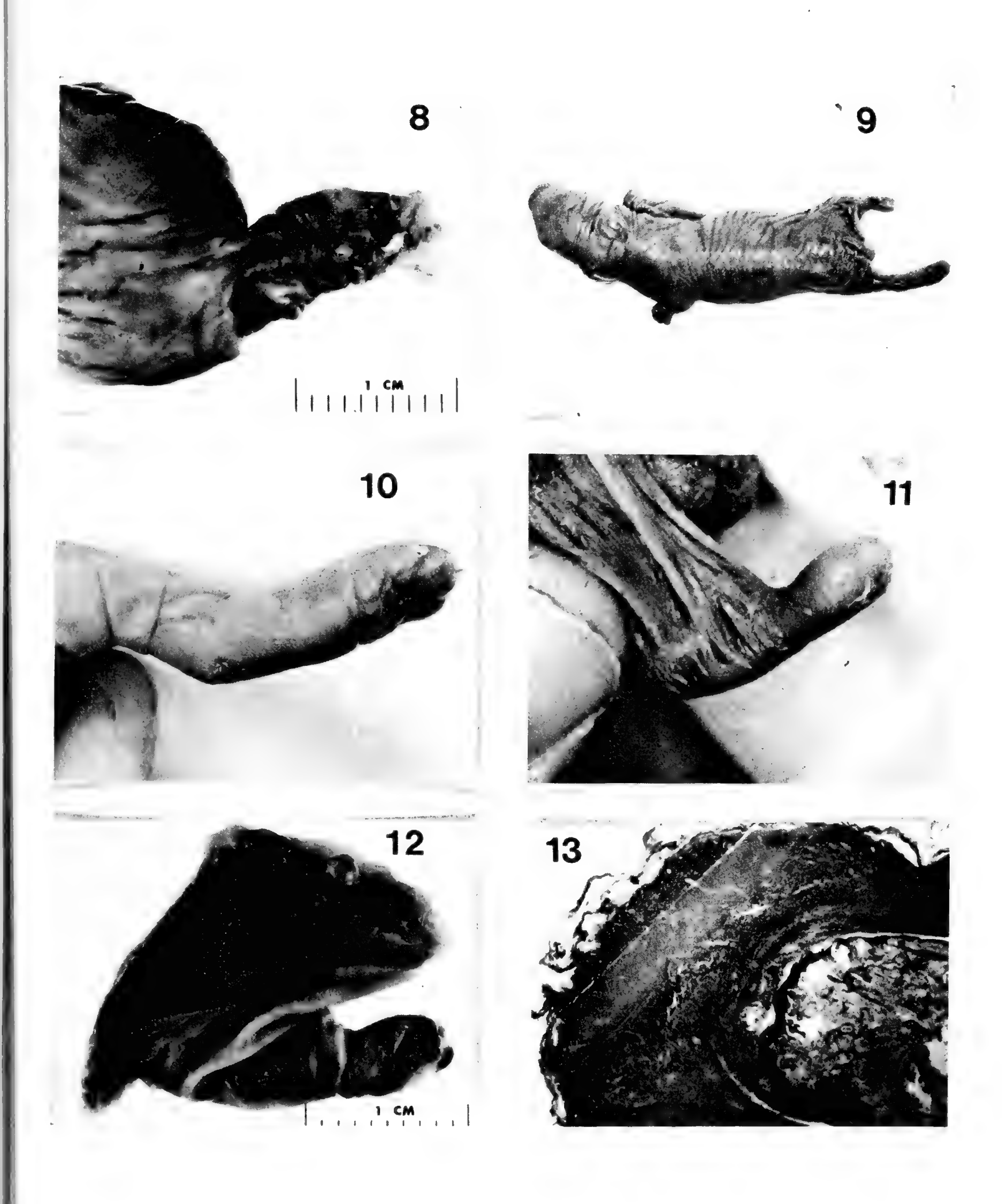
Patte amputée de l'animal N° 16 (×2),
montrant l'extrémité en baguette de tambour, bien vascularisée.

Fig. 12.

Même patte que sur la figure 11, vue par-dessous.

Fig. 13.

Animal N° 16. Aspect histologique de l'extrémité du moignon vu sur les figures 11 et 12.
Noter l'important tissu bien vascularisé coiffant le moignon,
dans les zones périphériques se trouvent des follicules pileux,
mais au centre de la lésion le tissu de granulation est encore en voie d'organisation. (Gross. 25×).


8
9
1 CM
10
11
12
13
1 CM

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

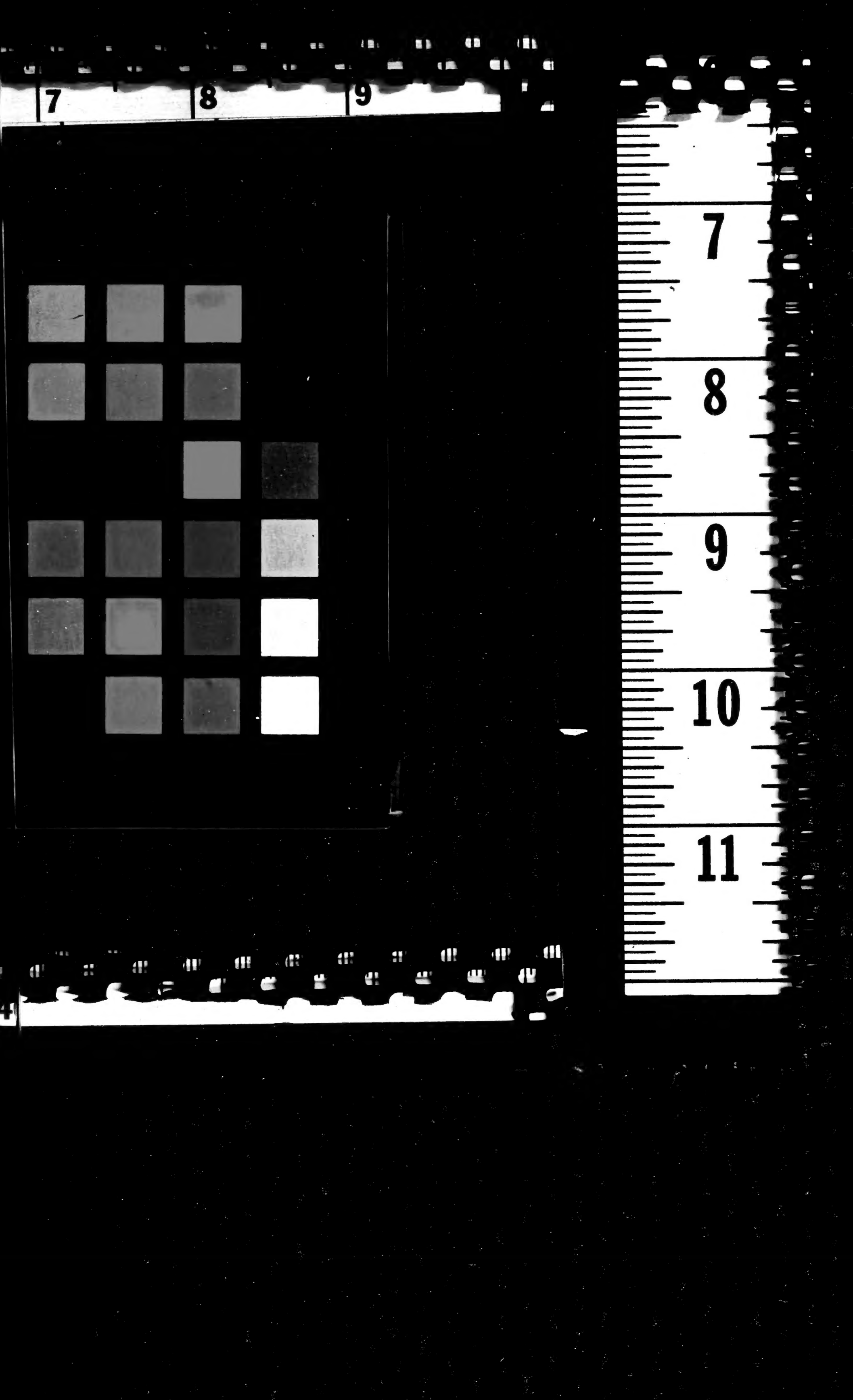
TOME 78 — FASCICULE 4

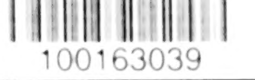
Pages

IMPRIMÉ EN SUISSE


SEP 77
N. MANCHESTER,




7
8
9
7
8
9
10
11


100163039